

Der Farnbastard *Polystichum* $\times$ *meyeri* hybr. nov. = *Polystichum braunii* (Spenner) Fée $\times$ *P. lonchitis* (L.) Roth und seine Cytologie¹

von A. Sleep² und T. Reichstein³

Manuskript eingereicht am 17. März 1967

A. Bisherige Befunde

Die Farn-Gattung *Polystichum* ist in Europa durch vier gut charakterisierte Arten vertreten (Tab. 1), deren Cytologie untersucht ist (Manton 1950, Manton & Reichstein 1961). Zwei ① und ② erwiesen sich als diploid, die zwei weiteren ③ und ④ als tetraploid. Diese vier Arten können theoretisch sechs Bastarde

Tabelle 1. Die vier europäischen *Polystichum*-Arten und ihre Chromosomenzahlen

Species	2n	Ploidiestufe	Lit.
① <i>Polystichum lonchitis</i> (L.) Roth	82	diploid	[14]
② <i>Polystichum setiferum</i> (Forskål) Woyнар	82	diploid	[14]
③ <i>Polystichum aculeatum</i> (L.) Roth ⁴			
= <i>P. lobatum</i> (Huds.) Chevalier	164	tetraploid	[14]
④ <i>Polystichum braunii</i> (Spenner) Fée	164	tetraploid	[16]

bilden (Tab. 2), von denen vier (6, 8, 9, 10) genau bekannt sind, da sie schon öfters in der Natur aufgefunden wurden und auch künstlich erzeugt werden konnten. Dies ist zuerst von Manton (1950) bei ⑧ durchgeführt worden; kürzlich hat Sleep (1966) ausser ⑧ auch die drei anderen Bastarde (6, 9, 10) experimentell erzeugt. Die Cytologie dieser vier Bastarde ist ebenfalls genau untersucht [14, 16]. Ihr Verhalten bei der ersten Reduktionsteilung sprach eindeutig dafür, dass es sich bei *P. aculeatum* um eine allotetraploide Art handelt, die aus einer Kreuzung von *P. lonchitis* $\times$ *setiferum* ⑤ entstanden sein

¹) Nomenklatur nach Flora Europaea. [1964].

²) Dr. Anne Sleep, Department of Botany, University of Leeds, England.

³) Prof. T. Reichstein, Institut für Organische Chemie der Universität, Basel, Schweiz.

⁴) In Übereinstimmung mit den berechtigten Empfehlungen von Merxmüller [1965] verwenden wir auch hier den von Alston [1940] typifizierten Namen *P. aculeatum*, trotzdem wir ihn als unerwünscht und die Einwände von Meyer (1960 a) für berechtigt halten.

Tabelle 2. Die 6 theoretisch möglichen Bastarde der vier europäischen *Polystichum*-Arten

Nr.	Bezeichnung der Hybride	Ploidiestufe (2n = totale Chromosomenzahl, theoretisch)	Gefunden: Chromosomenzahl bei erster Reduktionsteilung	Lit.
			Paare	Einzelne
⑤=①×②	<i>Polystichum lonchitis</i> × <i>setiferum</i> = <i>P. × lonchitiiforme</i> (Halácsy) Becherer	diploid (82)	ca. 15	ca. 52 [23]
⑥=①×③	<i>Polystichum aculeatum</i> × <i>lonchitis</i> = <i>P. × illyricum</i> (Borbás) Hahne	triploid (123)	ca. 41	ca. 41 [14, 23]
⑦=①×④	<i>Polystichum braunii</i> × <i>lonchitis</i> = <i>P. × meyeri</i> Sleep et Reichst.	triploid (123)	ca. 15	ca. 93 ⁵ Fussnote ⁵
⑧=②×③	<i>Polystichum aculeatum</i> × <i>setiferum</i> = <i>P. × bickenellii</i> (Christ) Hahne	triploid (123)	ca. 41	ca. 41 [14, 16, 23]
⑨=②×④	<i>Polystichum braunii</i> × <i>setiferum</i> = <i>P. × wirtgeni</i> Hahne	triploid (123)	wenige	ca. 100 [16, 23]
⑩=③×④	<i>Polystichum aculeatum</i> × <i>braunii</i> = <i>P. × luerssenii</i> (Dörfler) Hahne	tetraploid (164)	wenige	ca. 130-146 [16, 23]

⁵) Experimenteller Teil dieser Arbeit.

muß, unter nachträglicher Verdopplung der Chromosomenzahl. Auf Grund des Verhaltens der Hybriden ⑨ und ⑩ bei der Meiose kann ausserdem vermutet werden, dass auch *P. braunii* eine allotetraploide Art darstellt. Seine vermutlichen Eltern sind dagegen bisher noch nicht ermittelt worden. Sie sind sicher nicht in Europa heimisch und solange sie nicht aufgefunden worden sind, ist es nicht möglich, die allotetraploide Natur von *P. braunii* durch Rückkreuzungen eindeutig zu beweisen. Bis dies gelingt besteht immer noch eine gewisse Möglichkeit, dass *P. braunii* eine so alte autotetraploide Art darstellt, dass sich von den ursprünglichen vier gleichen Chromosomensätzen je zwei so weit voneinander differenzieren konnten, dass sie keine homologen Chromosomen mehr enthalten. Die weltweite und zerstückelte Verbreitung mit Reliktcharakter spricht zwar dafür, dass *P. braunii* tatsächlich eine sehr alte Art darstellt. Dafür spricht auch die Tatsache, dass Pflanzen aus zwei anderen Kontinenten (aus Nordamerika und aus Japan⁶⁾) dieselbe Chromosomenzahl zeigten wie die europäischen. Die Paarungsverhältnisse bei der Meiose in den Bastarden ⑨ und ⑩ sind aber doch viel leichter verständlich, wenn man auch für *P. braunii* eine allotetraploide Abstammung annimmt.

Zur weiteren Klärung der Verwandtschaftsverhältnisse in der Gattung *Polystichum* sind seither eine Anzahl neuer Bastarde, vielfach mit Beteiligung amerikanischer, afrikanischer, asiatischer und australischer Vertreter künstlich erzeugt worden (Sleep 1966), darunter auch solcher mit *P. aculeatum* und anderen europäischen Arten. Es wird darüber an anderem Ort berichtet (Sleep in Vorbereitung), doch kann hier schon erwähnt werden, dass ihr Verhalten bei der Reduktionsteilung in allen geprüften Fällen nur mit einer allotetraploiden Natur von *P. aculeatum* einfach erklärbar ist. Trotz der Einwände von Meyer (1964) nehmen wir daher das frühere Ergebnis als gesichert an. – Aus dem genannten Grunde war es aber auch erwünscht, die zwei noch fehlenden europäischen Bastarde ⑤ und ⑦ von Tab. 2 cytologisch zu prüfen.

Der Bastard ⑤ = *P. × lonchitiforme*, also der vermutliche diploide Vorfahre von *P. aculeatum*, ist bisher nur von Halácsy nach einem einzigen Herbarstück aus dem Taygetos-Gebirge in Griechenland beschrieben worden. Material natürlicher Provenienz war uns nicht zugänglich. Es gibt in der Natur wenige Stellen, an denen die Eltern zusammen vorkommen. Der Bastard scheint sich aber leicht zu bilden und zahlreiche Exemplare konnten experimentell erzeugt werden (Sleep 1966). Sie zeigten bei der cytologischen Prüfung das erwartete Verhalten (bei der Meiose überwiegend Einzelchromosomen). Wir berichten hier über die Resultate mit dem Bastard ⑦ (Tab. 2), dessen Untersuchung schon aus den früher erwähnten Gründen (vgl. Fussnote 6 bei Manton und Reichstein 1961) ebenfalls sehr erwünscht war.

Der Bastard ⑦ = *Polystichum braunii* × *lonchitis* scheint sich auffallend schwer zu bilden. Eine experimentelle Erzeugung mit europäischem *P. braunii* als männlichem oder weiblichem Elter ist trotz vieler Versuche bisher nicht gelungen. Etwas erfolgreicher scheinen Kreuzungsversuche von *P. braunii* aus Japan mit *P. lonchitis* aus Nordamerika verlaufen zu sein, doch sind die erhaltenen Pflanzen für eine Auswertung noch zu klein. In der Natur findet sich der

⁶⁾ Über die Beschaffung dieser Pflanzen wurde früher berichtet (Fussnote 11 bei [16]). Sie sind seither cytologisch untersucht und als tetraploid befunden worden (Sleep 1966).

Bastard ⑦ sehr selten, auch an Stellen, an denen die Eltern in grosser Zahl unmittelbar zusammen wachsen. Dies ist einer der Gründe, warum die richtige Pflanze erst nach einigen Irrwegen entdeckt wurde.

Eine Pflanze, die von Evan (1944) als Bastard von *P. braunii* var. *purshii* $\times$ *lonchitis* gedeutet wurde, ist von W. B. Anderson einmal bei Fort Simpson in British Columbia (Canada) gesammelt worden. Meyer (1959b) hält die Bestimmung für zweifelhaft und vermutet (1960a), dass es sich entsprechend einem Vorschlag von Herrn G. J. de Joncheere um *P. braunii* $\times$ *munitum* gehandelt haben könnte. Dieser triploide Bastard ist von Sleep (1966) experimentell erzeugt worden. Er zeigt in der Tat grosse Ähnlichkeit mit der von Evan (1944) abgebildeten Pflanze. Wir glauben daher auch, dass es sich bei dieser am wahrscheinlichsten um *P. braunii* $\times$ *munitum* gehandelt hat; vorläufig ist es aber noch unmöglich, das Vorliegen des tetraploiden Bastards *P. andersoni* $\times$ *braunii* auszuschliessen, der kürzlich ebenfalls von Sleep (vgl. spätere Mitteilung) experimentell erzeugt wurde.

Eine Pflanze, die von Meyer früher als der genannte Bastard ⑦ angesehen wurde, ist von ihm (1959b) als *P. \times eberlei* beschrieben worden (vgl. auch Meyer 1959a, 1960a, b). Sie wurde von Herrn Dr. G. Eberle im Ebnerthal bei Luggau (Kärnten, Österreich) gefunden (vgl. Eberle 1959 u. 1960). Obgleich wir den Typus (in Berlin) noch nicht einsehen konnten, sind wir überzeugt, dass es sich bei dem *P. \times eberlei* um *P. \times illyricum* ⑥ gehandelt hat. Dies ist bereits aus den vorzüglichen Photographien von Eberle (1959b, 1960) ersichtlich. Derselben Ansicht waren auch so gute Farnkenner wie E. Oberholzer (†) und Dr. h. c. A. Schumacher (mündl. und briefl. Mitt.). Herr Dr. Meyer hat sich dieser Ansicht jetzt auch angeschlossen. Da er den richtigen Bastard inzwischen als Erster selbst gefunden hat (siehe unten), wäre es am richtigsten gewesen, wenn er ihn auch selbst beschrieben hätte. Da er uns mitteilte, dass er in nächster Zeit daran gehindert ist, geben wir die Beschreibung; sie erfolgt mit seinem Einverständnis. Aus diesem Grunde glauben wir auch davon absehen zu können, die Gründe einzeln aufzuzählen, warum wir *P. \times eberlei* für ein Synonym von *P. \times illyricum* halten, dies ist aus der Differenzialdiagnose (Tab. 3) ersichtlich. Herrn Dr. G. Eberle möchten wir aber auch hier für die Freundlichkeit danken, dass er uns eine genaue Photokopie eines Wedels seiner Pflanze geschickt hat. Sie stimmt genau mit den breiten Formen von *P. \times illyricum*⁷ überein. Ferner danken wir Herrn Dr. A. Schumacher für einen gepressten Wedel des Originalstockes von *P. \times eberlei*, den er am 7. 9. 1961 auf Grund der Photographie (Meyer 1959a, Eberle 1959a) im Talgrund des Luggauer Baches, unterhalb der Luggauer Alm bei ca. 1450 m eindeutig lokalisieren und als *P. \times illyricum* identifizieren konnte. Der Wedel entsprach weitgehend der unten abgebildeten Nr. 1377 und stimmte im Umriss sehr gut mit der Photokopie des Typusexemplars überein. Nach Angaben von Herrn Dr. Schumacher wuchsen in unmittelbarer Umgebung des Originalstockes von *P. \times eberlei* nicht

⁷) *P. \times illyricum* ist relativ häufig, man findet den Bastard fast überall wo beide Eltern nahe beieinander wachsen. Die äussere Form variiert stark, man findet Pflanzen mit recht schmalen Wedeln, die dem *P. lonchitis* näher stehen und andere mit breiten Wedeln, die sich viel mehr dem *P. aculeatum* nähern. Die Unterschiede bleiben in Kultur nur teilweise erhalten. Uppige Pflanzen zeigen meistens die breite Form. Wer nur die schmale Form kennt, kann leicht versucht sein, die breite für einen neuen Bastard zu halten.

nur *P. braunii* und *P. lonchitis*, sondern (nur ca. 10 m entfernt, etwas versteckt) auch noch ein Stock von *P. aculeatum* und wenig weiter entfernt (besonders am Osthang) noch etwa 12 weitere Stöcke, die Herr Dr. Eberle offenbar übersehen hatte.

Der richtige Bastard von *P. braunii* $\times$ *lonchitis* ist erstmals (am 22. 9. 1961) von Meyer im Floitental, einem Seitental des Zillertales (Tirol, Österreich) gefunden worden (seine Nr. 2722). Er sandte uns einen gepressten Wedel, der alle erforderlichen Merkmale für die genannte Kreuzung zeigt⁸. Der Wedel wurde auch von den zwei genannten Farnkennern, Herrn E. Oberholzer (†) und Dr. A. Schumacher sofort als richtig anerkannt. Einen weiteren Stock (Nr. TR-1376) desselben Bastards fanden wir im gleichen Tal am 15. 9. 1964. Er wurde lebend mitgenommen und seither in Basel kultiviert und für die cytologische Untersuchung verwendet.

B. Diagnose

Polystichum $\times$ meyeri Sleep et Reichst. **hybr. nov.** = *P. braunii* $\times$ *P. lonchitis*.

Planta hybrida, media inter parentes. Frondes ad 70 cm longae, ad 12 cm latae. Simile *P. $\times$ illyrici*. Ab hoc distinguitur: 1) Pinnae infra dimidiam partem laminae marginibus magis parallelis, deinde fere subito apicem obtusum versus attenuatae (haud longe trianguli forma protractae). 2) Pinnae ante designatae usque ad dimidium vel $\frac{3}{4}$ longitudinis pinnatae. 3) Totius laminae superficies paleis oblecta (pili pro pinnula ca. 5-20). Chromosomata Sporophyti $2n = \text{ca. } 123$, interquae ca. 90-100 chromosomata singularia in stadio meiosis. Sporae abortivae.

Holotypus: Floitental, Seitental des Zillertales (Tirol, Österreich) zwischen Silikatfelsblöcken bei ca. 1400 m auf der Westseite des Baches zwischen *P. lonchitis*, *P. aculeatum*, *P. braunii*, *P. $\times$ luerssenii* und *P. $\times$ illyricum*, leg. J. D. Lovis, Anne Sleep & T. Reichstein, 15. Sept. 1964. Seither in Basel lebend in Kultur. Ein Wedel (Nr. TR-1376 ursprüngliches Datum) wurde im British Museum (Natural History, London) (BM) deponiert, ferner je ein weiterer Wedel als **Isotypus** mit gleicher Nummer und gleichem Datum, in den Herbarien der Royal Botanical Gardens Kew (K), der Universität Leeds, (LDS), dem Botanischen Garten und Museum Berlin-Dahlem (B), E. Oberholzer (†), Samstagern (Kt. Zürich, Schweiz) jetzt ETH Zürich (ZT), Dr. A. Schumacher, Waldbröl (Deutschland) und T. Reichstein, Basel.

Bastardpflanze, welche die Merkmale der beiden Elternarten *P. braunii* und *P. lonchitis* vereinigt. Wedel bis ca. 70 cm lang und ca. 12 cm breit, im Umriss lanzettlich. Untere Fiedern teilweise gefiedert, gegen die Spitze fiederschnittig, obere Fiedern fiederschnittig oder gesägt. Von *P. $\times$ illyricum* unterschieden

⁸) Wir danken Herrn Dr. D. E. Meyer, Berlin, auch hier bestens für die Übersendung des Wedels und für die Angabe des Standortes, die uns die Untersuchung dieser interessanten Pflanze ermöglicht oder zumindest sehr erleichtert hat. Wir haben sie daher nach ihm benannt.

durch Umriss der Fiedern besonders im oberen Teil der unteren Wedelhälfte. Erster Abschnitt dieser Fiedern meist nur wenig oder nicht grösser als die folgenden. Umriss dieser Fiedern vom zweiten Abschnitt gegen die Spitze zunächst bis zu ca. $\frac{2}{3}$ ihrer Länge ungefähr parallelrandig, dann ziemlich plötzlich gegen die stumpfe Spitze verschmälert, also nicht (wie bei *P. × illyricum*) lang dreieckig und allmählich gegen die meist sichelförmig nach oben gerichtete Spitze auslaufend. Die meisten Fiedern, ausser den kleinen an der Wedelspitze, sind bis weit über die Hälfte gefiedert, nur an der Spitze fiederschnittig. Die kleinen Fiedern an der Wedelspitze sind fiederschnittig oder gesägt. Die Wedel sind nicht nur auf der Rhachis und auf den Nerven behaart, sondern tragen, über den ganzen Wedel verstreut, auch auf der Oberseite der Fiederchen vereinzelt aber deutliche Spreuhaare, im Durchschnitt ca. 5-20 solche Haare pro Fiederchen. Chromosomenzahl des Sporophyten ca. 123 mit überwiegend (ca. 90-100) Einzelchromosomen bei der Meiose. Inhalt der reifen Sporangien enthält praktisch nur völlig abortiertes Material.

Tabelle 3. Die fünf wichtigsten Merkmale zur Unterscheidung von *Polystichum × illyricum* und *P. × meyeri*

Merkmal	<i>P. × illyricum</i> ⑥	<i>P. × meyeri</i> ⑦
Umriss der Fiedern auf ca. $\frac{1}{3}$ Höhe des Wedels. (vgl. Fig. 1, 2, 12, 13, 16, 17)	Erster Abschnitt meist deutlich grösser als die folgenden. Vom zweiten Abschnitt bis zur Spitze meist länglich dreieckig oder höchstens bis zur Hälfte parallelrandig, dann meist sichelförmig nach oben gekrümmt allmählich in lange Spitze auslaufend (Fig. 1).	Erster Abschnitt nur wenig oder nicht grösser als die folgenden. Vom zweiten Abschnitt an meist über die Hälfte nahezu parallelrandig, dann ziemlich plötzlich verschmälert und in stumpfe Spitze auslaufend (Fig. 2).
Fiederung der Fiedern (vgl. Fig. 12, 13, 16, 17)	Auch die grössten Fiedern meist höchstens bis zur Hälfte gefiedert, dann nur noch eingeschnitten oder gesägt.	Die meisten Fiedern (ausser den kleinen der Wedelspitze) bis weit über die Hälfte gefiedert, nur an der Spitze fiederschnittig. Kleine Fiedern der Wedelspitze fiederschnittig oder gesägt.
Form der Fiederchen, bzw. Abschnitte	Erstes Paar gelegentlich ganz kurz gestielt, alle übrigen breit aufsitzend, 2. bis 5. Paar ca. 3 mm breit.	Proximale Paare deutlich kurz gestielt, rhomboedrisch, 2. bis 5. Paar ca. 4-5 mm breit.

P. × illyricum ⑥

Behaarung auf Oberseite der Wedel. Am besten bei frischen Wedeln sichtbar aber auch bei gepresstem Material deutlich, soweit nicht glatt gescheuert.

Nur auf der Rhachis deutlich. Im Jugendzustand gelegentlich auch spärlich auf dem Mittelnerv der Fiedern. Fläche der Fiederchen kahl.

Inhalt der reifen Sporangien ⁹

Neben viel abortiertem Material auch zahlreiche gut umgrenzte, relativ grosse runde Gebilde (Fig. 26). Keimfähigkeit relativ gut!

P. × meyeri ⑦

Auch auf der Fläche der Fiederchen verstreut aber deutlich und bis in den Herbst bleibend. Durchschnittlich ca. 5-20 Haare pro Fiederchen.

Fast nur abortiertes Material. Keine Keimfähigkeit feststellbar.

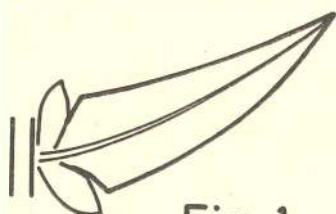


Fig. 1

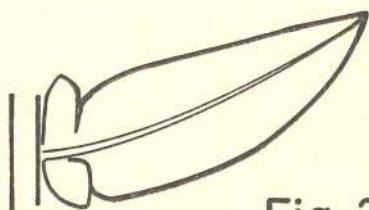


Fig. 2

Umriss einer Fiedler auf ca. $\frac{1}{3}$ Höhe des Wedels schematisiert, vgl. Photo Fig. 12, 13, 16, 17.

Der einzige europäische Farn, mit dem *P. × meyeri* ⑦ gelegentlich auch noch verwechselt werden kann, ist *P. × luerssenii* ⑩. In den meisten Fällen ist dieser Bastard allerdings schon durch seine grösseren Dimensionen, vor allem die breiteren Wedel, sehr leicht von *P. × meyeri* zu unterscheiden. Gelegentlich, besonders bei sonnigem Standort, treibt *P. × luerssenii* aber relativ schlanke Wedel (vgl. Fig. 8), die auf den ersten Blick *P. × meyeri* vortäuschen können. Die genauere Betrachtung zeigt aber merkbliche Unterschiede, so geht die Fiederrung der Fiedern bei *P. × luerssenii* weiter als bei *P. × meyeri*. Dies wird besonders bei den 2-3 untersten Fiederpaaren deutlich.

⁹) Für diese Kontrolle genügt es im allgemeinen nicht, einen normal gepressten Wedel zu untersuchen, bei dem der Sporangieninhalt grösstenteils ausgefallen ist und der event.fremde Sporen aus dem Presspapier als Verunreinigung enthält. Es sollte ein reifer Wedel möglichst in dem Moment in dem sich die Sori schwarz färben zwischen reinem Papier (es kann Zeitungspapier sein) gepresst werden. Das nach 1-2 Tagen ausgefallene Material wird verwendet. Zur Prüfung der Keimfähigkeit wurden Aussaatversuche in Erlenmeyerkolben auf sterilen Agar-Nährböden nach A. Meyer (vgl. Döpp 1927, S. 3-4) gemacht und am Tageslicht N-exponiert stehen gelassen. Bei *P. × illyricum* wurde bei dichter Aussaat nach ca. 3 Monaten stets ein richtiger Rasen von Prothallien erhalten. Über die resultierenden Pflanzen wird später berichtet. *P. × meyeri* gab keine Prothallien.

	<i>P. × meyeri</i>	<i>P. × luerssenii</i>
2-3 unterste Fiederpaare im Umriss	Kurz, stumpf, fast dreieckig.	Länglich lanzettlich.
Fiederung	Bis zur Hälfte ihrer Länge oder weniger.	Meist mehr als zur Hälfte.

C. Vorkommen

Mit Sicherheit ist der Bastard ⑦ unseres Wissens in der Natur bisher nur in dem genannten Floitental aufgefunden worden. Dieses ist ein Dorado für *Polystichum braunii*, *P. aculeatum* und *P. lonchitis* sowie für zahlreiche Bastarde. Immerhin ist es sicher kein Zufall, dass wir in dem genannten Tal während einer mehrstündigen Erkundung von den drei theoretisch möglichen Bastarden (6, 7, 10) von *P. × illyricum* ⑥ mindestens 100 Exemplare sahen und von *P. × luerssenii* ⑩ über 100 Stück bis wir auf einen Stock von *P. × meyeri* stiessen, obwohl die Eltern auf weite Strecken in hunderten von Exemplaren teilweise unmittelbar nebeneinander wuchsen. Es ist zu vermuten, dass in dem genannten Tal noch weitere Exemplare existieren, hingegen zeigt es erneut, dass dieser Bastard sich offenbar sehr viel schwerer bildet als die anderen europäischen *Polystichum*-Bastarde, worauf bereits früher hingewiesen wurde (vgl. Fussnote 6 bei [16]).

D. Cytologische Untersuchung

Unreife Sporangien wurden in Basel durch Einwerfen in Alkohol-Eisessig- (3:1) fixiert, per Luftpost nach Leeds spedit und dort bis zur Untersuchung bei -15° gelagert. Färbung und Herstellung der Quetschpräparate geschah wie früher beschrieben (Manton 1950). Die Fig. 18-21 zeigen vier Zellen von *P. × meyeri* (Nr. 1376) in Meiose, die Fig. 18a-21a geben erläuternde Diagramme. Wie ersichtlich, sind nur wenige, unregelmässig geformte Paare sichtbar, die meisten Chromosomen sind ungepaart. Im ganzen konnten 20 solcher Zellen dieser Pflanze ausgezählt werden, die alle ein prinzipiell gleiches Bild gaben. Bei 19 dieser Zellen schwankte die Zahl der Paare zwischen 6-15, in einer fanden wir 24 davon. Zum Vergleich geben wir Photographien von vier Zellen des *P. × illyricum* in Meiose und zwar der Wildform (Fig. 22 u. 23) und des experimentell erzeugten Bastards (Fig. 24 u. 25) mit erläuternden Diagrammen (Fig. 22a-25a). In allen vier Zellen waren je 39-41 Paare und 41-45 Einzelchromosomen sichtbar, wobei die Zahl nur wenig schwankte. Dies entsprach früheren Resultaten von Manton (1950).

E. Schlussfolgerungen

Sowohl *P. × illyricum* ⑥ wie *P. × meyeri* ⑦ sind triploid und besitzen 123 Chromosomen. Bei der Meiose zeigen sie aber, entsprechend der früher postulierten Vermutung [16], ein stark unterschiedliches Verhalten. Die hohe Zahl von Paaren (39-41) bei *P. × illyricum* ⑥ sehen wir, zusammen mit dem Verhalten der Bastarde ⑧ und ⑩ wie erwähnt, als Beweis dafür an, dass seine Eltern, also *P. aculeatum* und *P. lonchitis* ein gemeinsames Genom enthalten. Das geringe Ausmass der Paarbildung bei *P. × meyeri* ⑦ zeigt, dass zwischen seinen Eltern, also zwischen *P. braunii* und *P. lonchitis* keine solche Verwandtschaft besteht. Sie ist ausserdem ein zusätzlicher Beweis dafür, dass wirklich der Bastard *P. braunii* × *lonchitis* vorgelegen hat.

Die Ursache dafür, dass bei *P. × meyeri* überhaupt eine merkliche Anzahl von (meist abnorm geformten) Paaren gebildet werden, kann vorläufig nicht genau angegeben werden. Diese Tatsache ist aber an sich nichts Aussergewöhnliches. Dasselbe Verhalten zeigen vor allem auch alle anderen bisher geprüften Bastarde zwischen zwei nicht verwandten Arten bei *Polystichum* (Sleep 1966), z. B. auch ⑤, ⑨ und ⑩. Die Vertreter der Gattung *Asplenium* verhalten sich in dieser Beziehung etwas anders. Bei Bastarden zwischen zwei nicht direkt verwandten Arten wurden oft Zellen gefunden, die bei der Meiose ausschliesslich Einzelchromosomen zeigten, daneben andere mit ganz wenigen (1-4) Paaren, (vgl. Wagner (1953, 1954), Smith et al. (1961), Vida (1963), Lovis, Melzer u. Reichstein (1965, 1966)). Auch einige Vertreter der Gattung *Dryopteris* zeigten ähnliches Verhalten, (vgl. Manton & Walker (1954), Walker (1959, 1961), ebenso auch einige andere Farne. Die Möglichkeit einer bescheidenen aber merklichen Paarbildung muss in der Gattung *Polystichum* offenbar immer berücksichtigt werden. Aber auch hier ist bei Bastarden zwischen zwei nicht direkt verwandten Arten die Zahl der ungepaarten und deutlich als solche erkennbaren Chromosomen so gross und die abnorme Form der vorhandenen Paare meist so auffallend, dass fast stets genügend gute Zellen gefunden werden können, die ein klares Resultat ergeben.

Durch das Verhalten des *P. × meyeri* bei der Reduktionsteilung wird unsere Vermutung, dass *P. braunii* eine allotetraploide Sippe darstelle, erneut bekräftigt. Es ist somit unwahrscheinlich, dass eine diploide Form des *P. braunii* aufgefunden werden kann. Hingegen besteht die Möglichkeit, dass seine Stammeltern aufgefunden werden können, falls sie heute noch irgendwo existieren.

Summary

The rare hybrid *Polystichum* × *meyeri* Sleep et Reichst. = *P. braunii* (Spencer) Fée × *P. lonchitis* (L.) Roth is described. *P. × eberlei* D. E. Meyer to which this parentage was previously attributed is considered by us to be a synonym of *P. × illyricum* (Borbás) Hahne. *P. × meyeri* is a triploid with 123 chromosomes, most of which (ca. 90-100) appear as univalents at meiosis thus showing that *P. braunii* and *P. lonchitis* do not contain a common set of chromosomes. This result is compatible with an allotetraploid origin for *P. braunii* although both the European diploid species of *Polystichum* (*P. lonchitis* (L.) Roth and *P. setiferum* (Forskål) Woyнар) can be excluded as possible ancestors.

Wir danken Frau Professor I. Manton, Leeds, auch hier bestens für ihr Interesse und die Förderung dieser Arbeit, sowie für ihre Hilfe bei der Abfassung des Manuskripts. Ferner danken wir den Herren Prof. H. Zoller, Basel, und Dr. A. Becherer, Lugano, für ihre freundliche Hilfe bei der Formulierung der lateinischen Diagnose.

Literatur

- [1] 1940 Alston, A. H. G.: The correct application of the name *Polystichum aculeatum* (L.) Roth. J. Bot. London, Bd. 78, S. 160-164.
- [2] 1941 Becherer, A.: Sur la distribution du *Polystichum setiferum* (Forskål) Th. Moore en Suisse et dans les régions limitrophes. Boll. Soc. Tic. Sc. Nat. 36, S. 1-18.
- [3] 1942 ——— 1942. Fortschritte in der Systematik und Floristik der Schweizer Flora (Gefäßpflanzen) in den Jahren 1940 und 1941. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 52, S. 481.
- [4] 1927 Döpp, W.: Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung Heft 8. G. Fischer, Jena.
- [5] 1959a Eberle, G.: Farne im Herzen Europas. Herausg. v. d. Senckenb. Naturf. Ges. zu Frankf. a. M., S. 107. Dr. W. Kramer, Frankf. a. M.
- [6] 1959b ——— Unsere mitteleuropäischen Schildfarne (*Polystichum*) im Lichte neuer Erkenntnisse. Natur u. Volk. Ber. d. Senckenberg. Naturforsch. Ges. zu Frankfurt a. M. 89 (12), 407-414.
- [7] 1960 ——— Die mitteleuropäischen Schildfarne (*Polystichum*) und ihre Mischlinge. Jahrb. d. Nassauischen Ver. f. Naturk., Bd. 95, S. 16-25.
- [8] 1964 Evans, A. M. and Wagner, W. H. Jr.: *Dryopteris goldiana* × *intermedia*. A natural woodfern cross of noteworthy morphology. Rhodera, Bd. 66, S. 255-266.
- [9] 1964 Flora Europaea. Vol. I. University Press Cambridge.
- [10] 1904 Hahne, A. H.: Über Farnhybriden. Allg. Bot. Zeitschr. Bd. 10, S. 102-106.
- [11] 1904 Halácsy, E. von: *Aspidium aculeatum* × *lonchitis* nov. hybr. Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 54, S. 129-132.
- [12] 1965 Lovis, J. D., Melzer, H. und Reichstein, T.: *Asplenium* × *adulteriniforme* hybr. nov. = *diploides Asplenium trichomanes* L. × *A. viride* Huds. Bauhinia, Bd. 2, Heft 3, S. 211-217 und S. 315-321.
- [13] 1966 ——— *Asplenium* × *stiriaceum* D. E. Meyer emend. und *A.* × *aprutianum* hybr. nov., die zwei *Asplenium lepidum* × *trichomanes*-Bastarde. Bauhinia Bd. 3, Heft 1, S. 87-101.
- [14] 1950 Manton, I.: Problems of Cytology and Evolution in the Pteridophyta. University Press, Cambridge.
- [15] 1953 Manton, I. and Walker, S.: Cytology of the *Dryopteris spinulosa* Complex in Eastern North America. Nature 171, S. 1116.
- [16] 1961 Manton, I. und Reichstein, T.: Zur Cytologie von *Polystichum braunii* (Spenner) Fée und seiner Hybriden. Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bd. 71, S. 370-383.
- [17] 1965 Merxmüller, H.: Neue Übersicht der im rechtsrheinischen Bayern einheimischen Farne und Blütenpflanzen. Teil I. Ber. Bayer. Bot. Ges., Bd. 38, S. 93-115 (bes. Ende des ersten Absatzes auf S. 93).
- [18] 1959a Meyer, D. E.: Ein neuer Farnbastard gefunden: *Polystichum braunii* × *lonchitis*. Die Naturwiss., Bd. 46, S. 237-238.
- [19] 1959b ——— *Polystichum* × *eberlei* (*P. braunii* × *lonchitis*), ein neuer Farnbastard. Nova Hedwigia 1, S. 105-114.
- [20] 1960a ——— IV. Zur Gattung *Polystichum* in Mitteleuropa. Willdenovia 2 (3), S. 236-242.
- [21] 1960b ——— Über einen neuen Farnbastard aus Kärnten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 72, (1959).
- [22] 1964 ——— Zum Aussagewert des Chromosomenbildes für die Systematik. Bot. Jahrb., Bd. 83 (2), S. 107-114 (bes. S. 112).

- [23] 1966 Sleep, A.: Dissertation, University of Leeds.
- [24] 1967 ——— In Vorbereitung.
- [25] 1961 Smith, D. M., Bryant, T. R. and Tata, D. E.: New evidence on the hybrid nature of *Asplenium kentuckiense*. *Brittonia*, Bd. 13, S. 289-292.
- [26] 1963 Vida, G.: Zytogenetik der Ungarischen *Asplenium*-Bastarde. *Botanikai Közlemények*, Bd. 50 (4), S. 235.
- [27] 1953 Wagner, W. H. Jr. 1953. A cytological study of the Appalachian *Spleenwords*. *Amer. Fern. Journ.*, Bd. 43, S. 109-114.
- [28] 1954 ——— Reticulate Evolution in the Appalachian *Asplenium*. *Evolution*, Bd. 8, S. 103-118.
- [29] 1959 Walker, S.: Cytotaxonomic studies of some American species of *Dryopteris*. *Amer. Fern Journ.*, Bd. 49, S. 104-112.
- [30] 1961 ——— Cytogenetic studies in the *Dryopteris spinulosa* complex II. *Amer. Journ. Bot.*, Bd. 48, S. 607-614.

Die Figuren befinden sich auf den Seiten 363 bis 374.

Als Separatabdruck ausgegeben am 20. August 1967

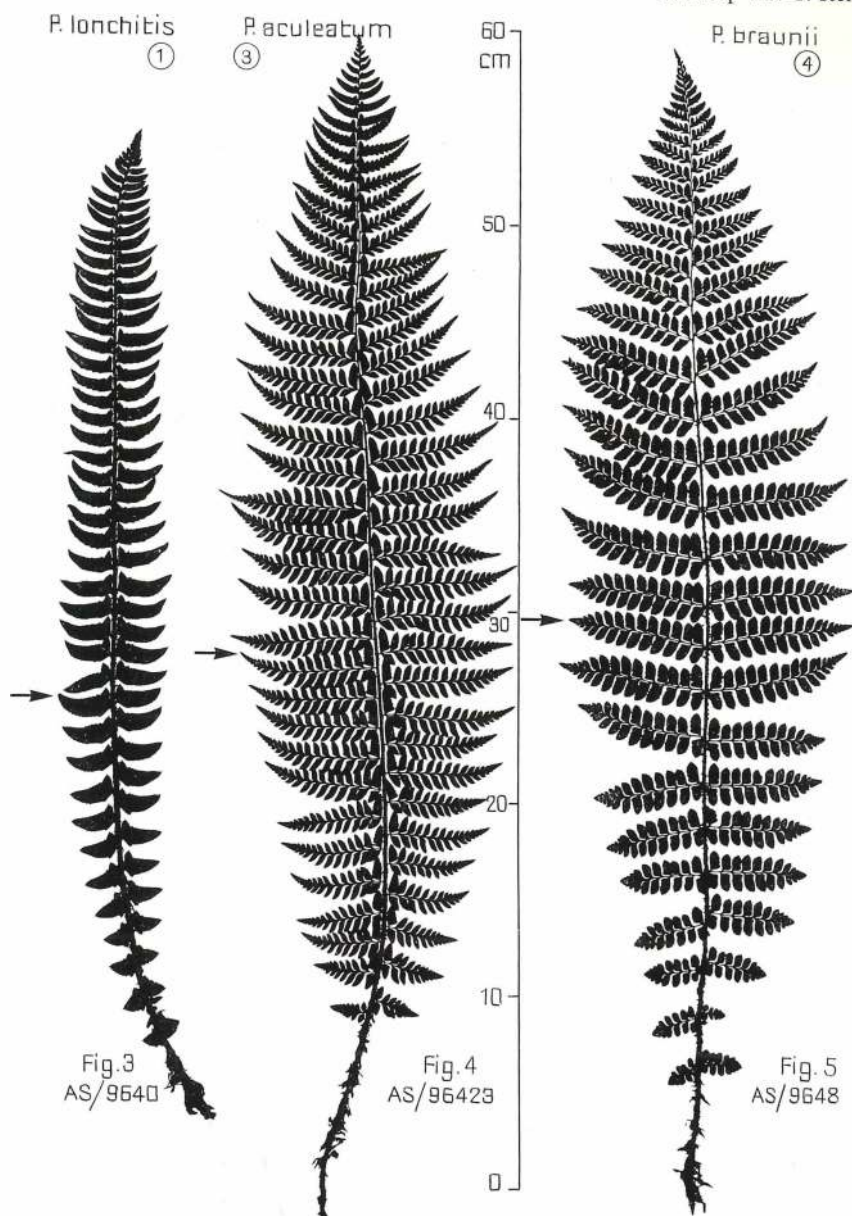


Fig. 3-5 Photokopien ganzer gepresster Wedel von drei reinen *Polystichum*-Arten.

Fig. 3. *P. lonchitis* Radstätter Tauernpass, ca. 1700 m, Salzburg, Österreich 4. Sept. 1964. Leg. Anne Sleep, J. D. Lovis & T. Reichstein.

Fig. 4. *P. aculeatum* Nordwestfuss des Kreuzberges, Windische Büchel, Südsteiermark, Österreich, ca. 600 m, 9. Sept. 1964. Leg. Anne Sleep, J. D. Lovis, H. Melzer & T. Reichstein.

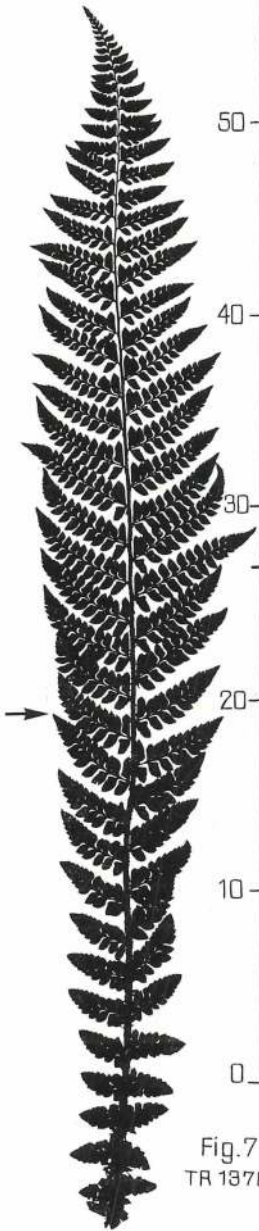
Fig. 5. *P. braunii* Lassnitzklause bei Deutschlandsberg, Südsteiermark, Österreich, ca. 400 m. 8. Sept. 1964. Leg. Anne Sleep, J. D. Lovis, H. Melzer & T. Reichstein.

Die mit Pfeil bezeichneten Fiedern sind in natürlicher Grösse in den Fig. 9, 10 u. 11 wiedergegeben.

P. x illyricum
⑥



P. x meyeri
⑦



60
cm
50
40
30
20
10
0

P. x luerssenii
⑩



Fig. 6-8. Photokopien ganzer gepresster Wedel von drei *Polystichum*-Bastarden. Fig. 6 = *P. x illyricum* ⑥ Nr. TR 1377, Floitental, wuchs ca. 20 m entfernt von *P. x meyeri* ⑦ Nr. TR 1376, leg. J. D. Lovis, Anne Sleep & T. Reichstein, 15. Sept. 1964. Fig. 7 = *P. x meyeri* ⑦ Nr. TR 1376 = AS/96432 Isotypus. Fig. 8 = *P. x luerssenii* ⑩ Nr. AS/96442, schmale Form von sonnigem Standort Floitental. Die mit Pfeil bezeichneten Fiedern sind in natürlicher Grösse als Photokopie in den Fig. 12, 13 und 14 wiedergegeben und Teilstücke der Wedel von Nr. TR 1377 und 1376 als Photographie in den Fig. 16 und 17.



Fig. 9
P. lonchitis ①
AS/ 9640



Fig. 10
P. aculeatum ③
AS/ 96423



Fig. 11
P. braunii ④
AS/ 9648

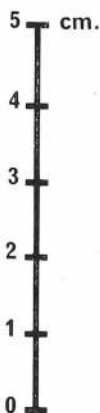


Fig. 12
P. x illyricum ⑥
TR 1377



Fig. 13
P. x meyeri ⑦
TR 1376



Fig. 14
P. x luerssenii ⑩
AS/96442

Fig. 9-14. Photokopien von Einzelfiedern in natürlicher Grösse. Bei *P. braunii* eine Fieder des 10. Paares, bei allen anderen jeweils eine solche des zwölften Paares von unten gezählt. In Fig. 13 und 14 überlappen die 4 ersten Fiederchen der oberen Seite. Um die Begrenzung sichtbar zu machen, wurden sie leicht weiss umrandet.



Fig. 15. *Polystichum* $\times$ *meyeri* Sleep et Reichst. Standortaufnahme Pflanze Nr. TR 1376. Silikatblockhalde im Floitental (Seitental des Zillertales, Tirol, Österreich) auf Westseite des Baches ca. 1400 m, Nordost-exponiert. 15. Sept. 1964 (Photo T. Reichstein).

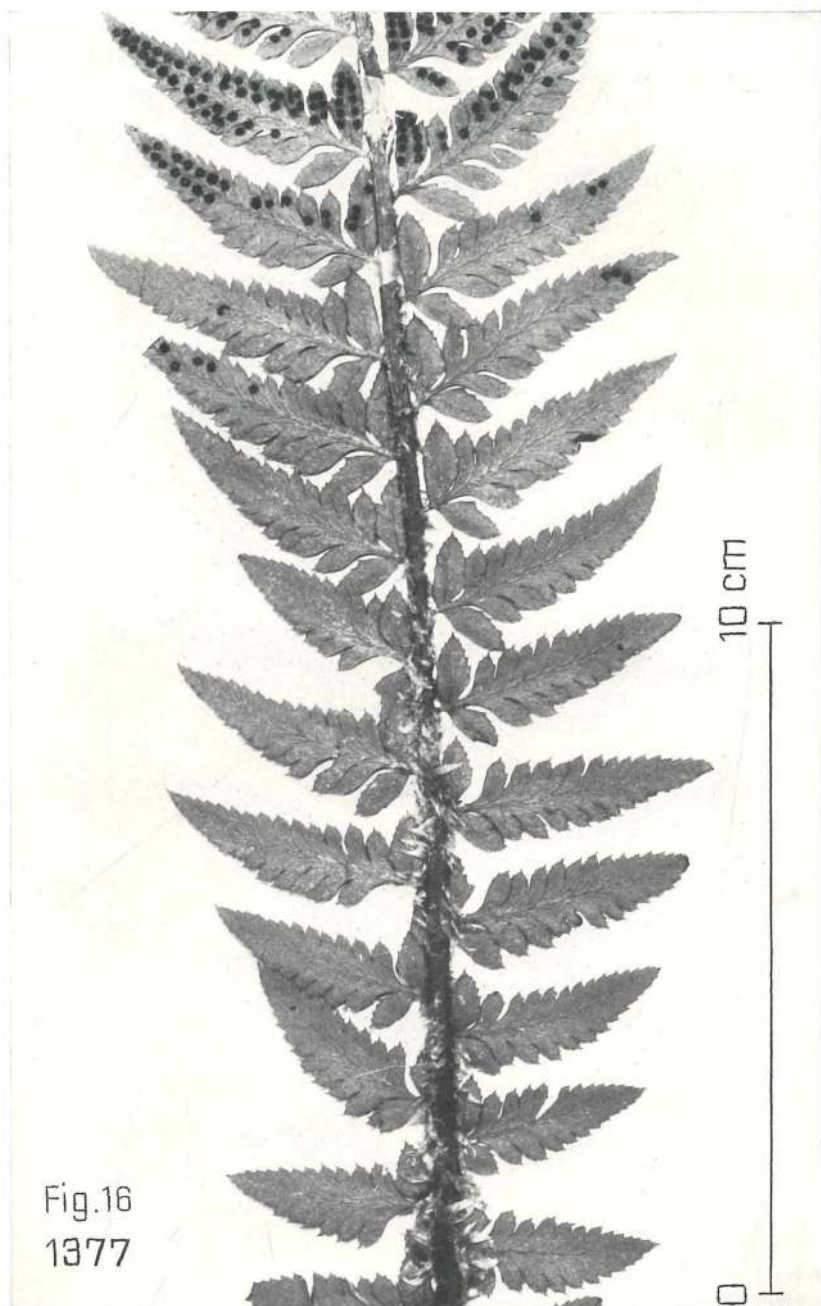


Fig. 16. Teilstück des Wedels von *Polystichum* $\times$ *illyricum* Nr. 1377, beginnend ca. 12 cm über unterem Ende in fast natürlicher Grösse. Photographie der Unterseite, die mit Spreuhaaren besetzt ist. Auf der Oberseite trägt der Wedel jedoch nur auf der Rhachis deutliche, auf dem Mittelnerv der Fiedern bestenfalls sehr wenige Spreuhaare; die Fläche der Fiederchen ist kahl.

Tafel 9

A. Sleep und T. Reichstein

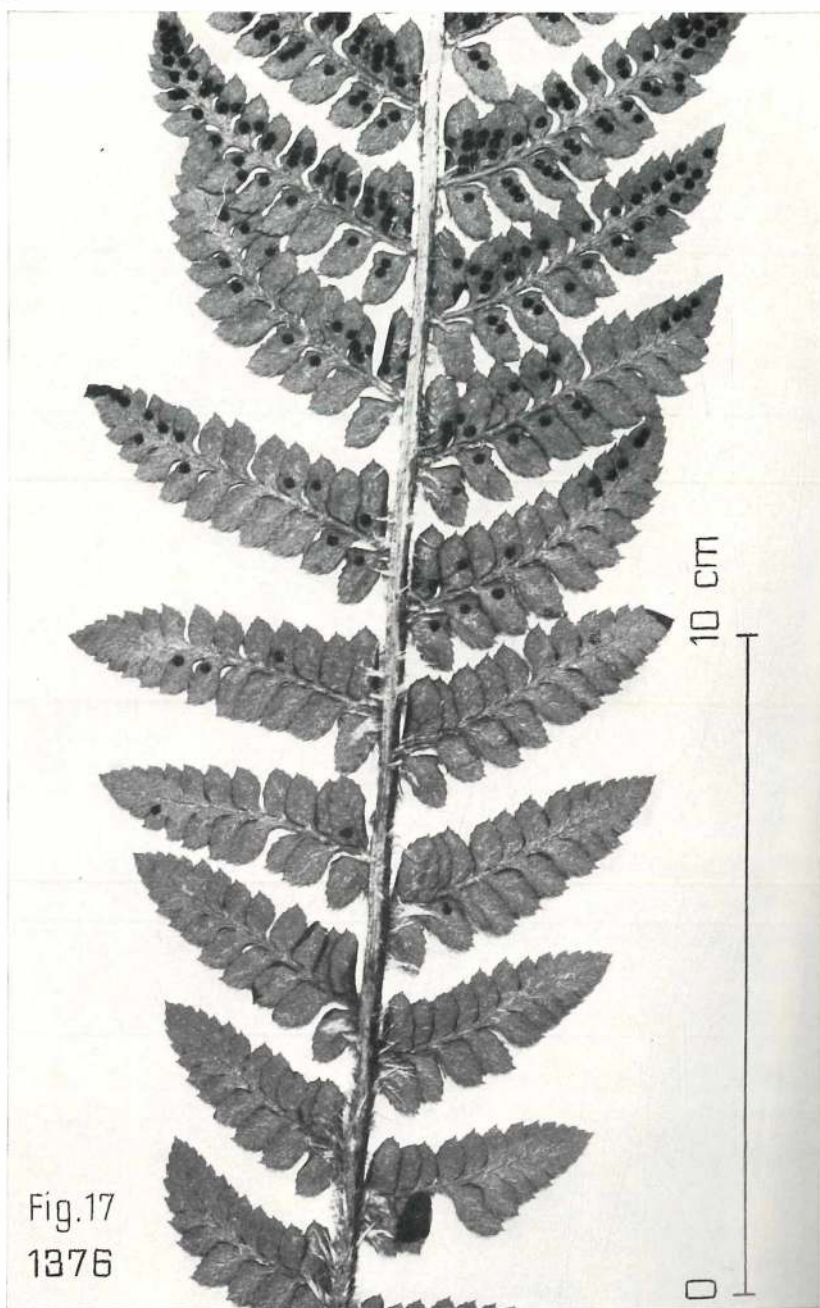


Fig. 17. Teilstück des Wedels von *Polystichum* $\times$ *meyeri* Nr. 1376, beginnend ca. 14 cm über unterem Ende in fast natürlicher Grösse. Photographie der Unterseite. Der Wedel trägt auch auf der Oberseite auf der Fläche der Fiederchen deutlich Spreuhaare, ca. 5-20 Stück pro Fiederchen.

Erklärung zu den Figuren 18-25 und 18a-25a der Tafeln 10-13.

Die Figuren 18-25 zeigen Photographien permanenter Quetschpräparate der Sporenmutterszellen von *Polystichum* $\times$ *meyeri* und zum Vergleich von *Polystichum* $\times$ *illyricum* in Meiose. Färbung mit Karmin-Essigsäure, Vergrößerung überall ca. 1000-fach.

Fig. 18-21. Vier Zellen von *P. $\times$ meyeri*, (TR 1376) Wildform kultiviert in Basel, Fixierung 3. Juni 1965. Metaphase der ersten Reduktionsteilung. Alle vier Zellen zeigen einige abnorme Paare, die Hauptmenge der Chromosomen ist ungepaart.

Fig. 22-23. Zwei Zellen von *P. $\times$ illyricum* (AS/63) Wildform, von Pont-de-Nant, Vaud, Schweiz, ca. 1250 m. Leg. AS. 1. 8. 1961, seither kultiviert in Leeds. Fixierung 31. 8. 1963. Diakinese ungefähr gleich viele Paare und Einzelchromosomen sind sichtbar.

Fig. 24-25. Je eine Zelle eines experimentell in Leeds erzeugten *P. $\times$ illyricum* (AS/515 (ii)). Aus ♀ *P. lonchitis* vom Klausenpass, Kt. Uri, Schweiz $\times$ ♂ *P. aculeatum* von Bains de Tredos, Spanien. Fixierung 6. 7. 1965. Fig. 24 in Metaphase I, Fig. 25 in Diakinese. Es sind wieder nahezu gleich viele Paare und Einzelchromosomen sichtbar.

Fig. 18a-25a. Erläuternde Diagramme zu den Figuren 18-25 mit unserer Deutung der Paarungsverhältnisse. Paare schwarz, Einzelchromosomen in Umriss. Vergrößerung überall ca. 1000-fach.

Fig. 18a. *P. $\times$ meyeri* (TR 1776) Wildform, zeigt 9 Paare u. 105 Einzelchromosomen

Fig. 19a. *P. $\times$ meyeri* (TR 1776) Wildform, zeigt 7 Paare u. 109 Einzelchromosomen

Fig. 20a. *P. $\times$ meyeri* (TR 1776) Wildform, zeigt 6 Paare u. 111 Einzelchromosomen

Fig. 21a. *P. $\times$ meyeri* (TR 1776) Wildform, zeigt 9 Paare u. 111 Einzelchromosomen

Fig. 22a-23a. *P. $\times$ illyricum* (AS/63) Wildform, beide Zellen zeigen 41 Paare und 41 Einzelchromosomen.

Fig. 24a. *P. $\times$ illyricum* (AS/515 (ii)) exper. erzeugt, zeigt 41 Paare u. 41 Einzelchromosomen

Fig. 25a. *P. $\times$ illyricum* (AS/515 (ii)) exper. erzeugt, zeigt 40 Paare u. 43 Einzelchromosomen

Tafel 10

A. Sleep und T. Reichstein

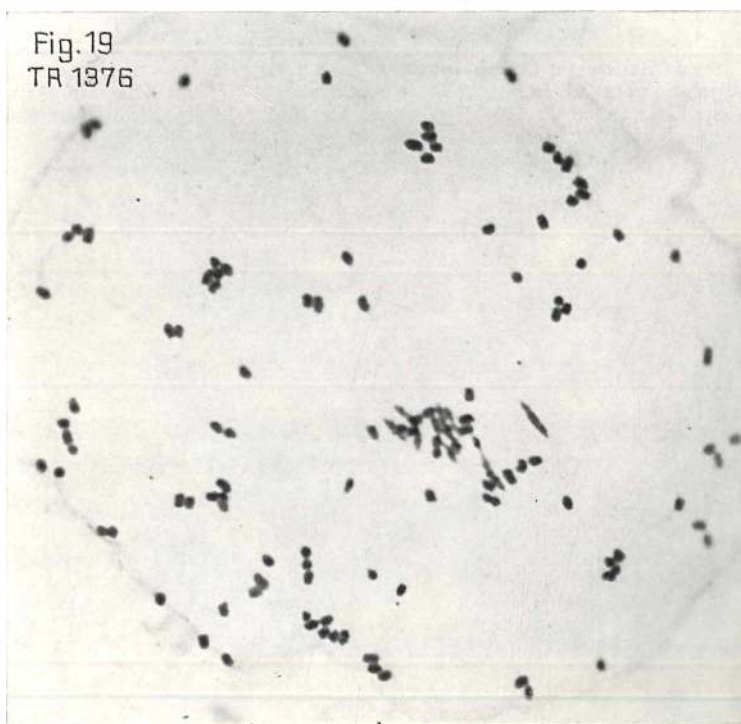
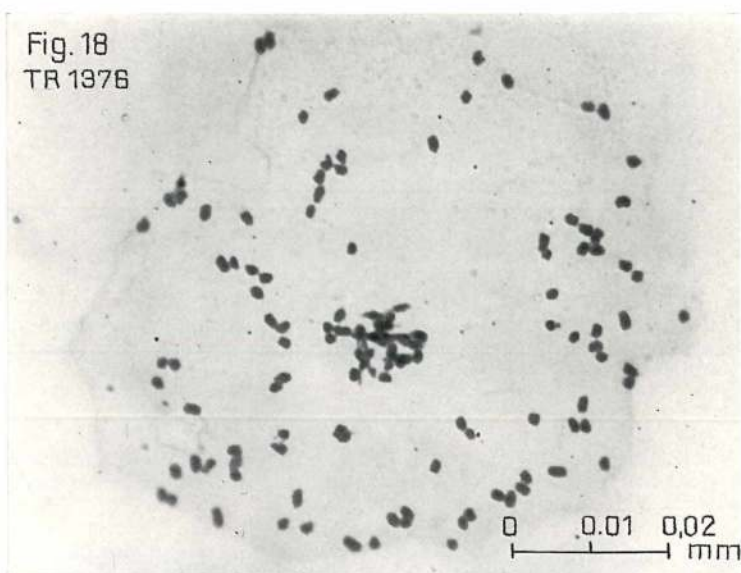
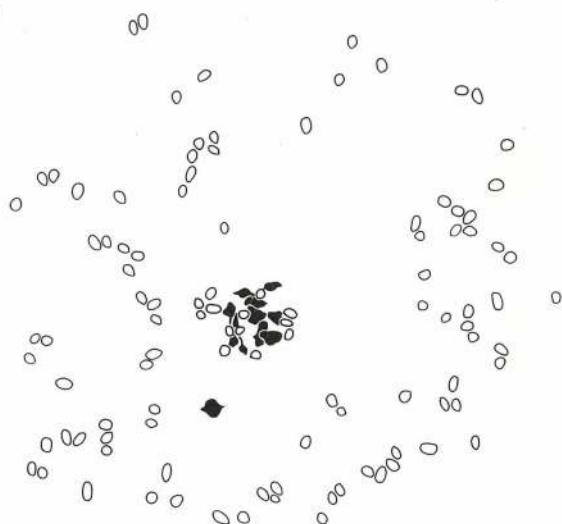
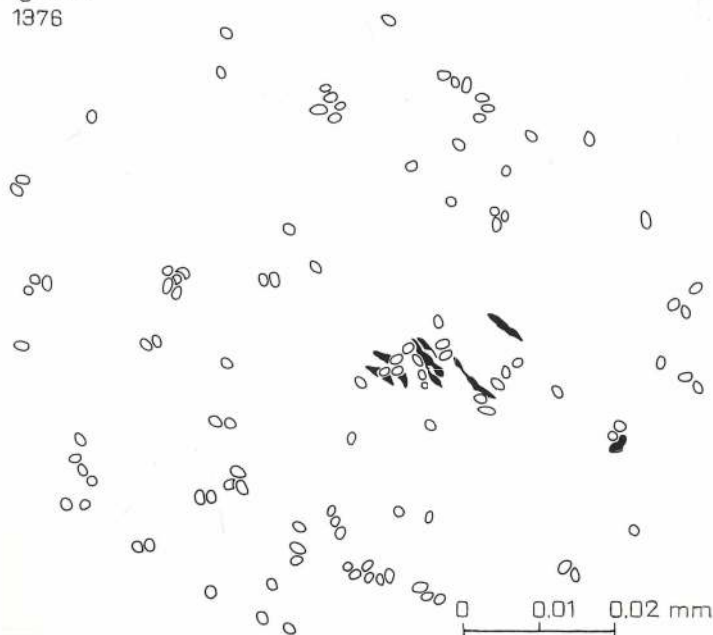


Fig. 18a
1376Fig. 19a
1376

Tafel 12

A. Sleep und T. Reichstein

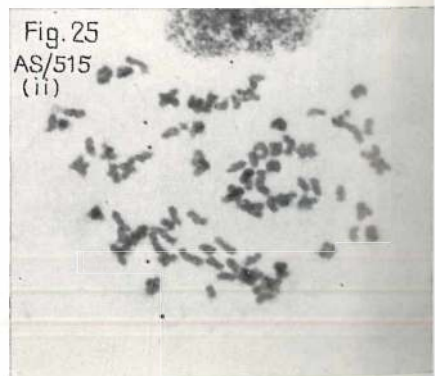
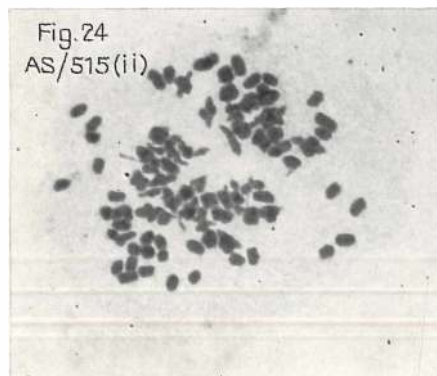
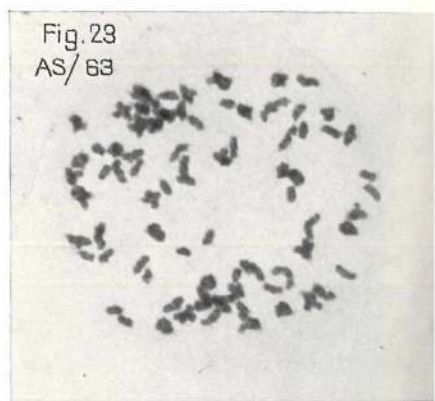
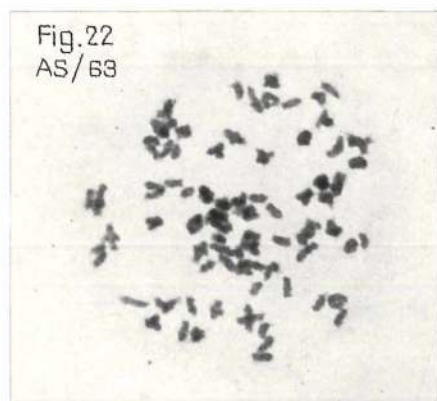
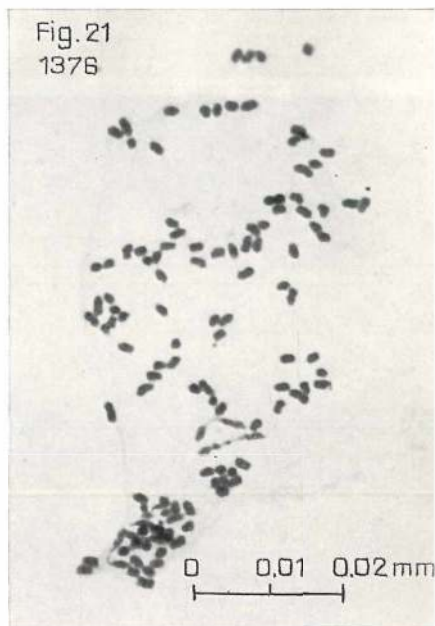
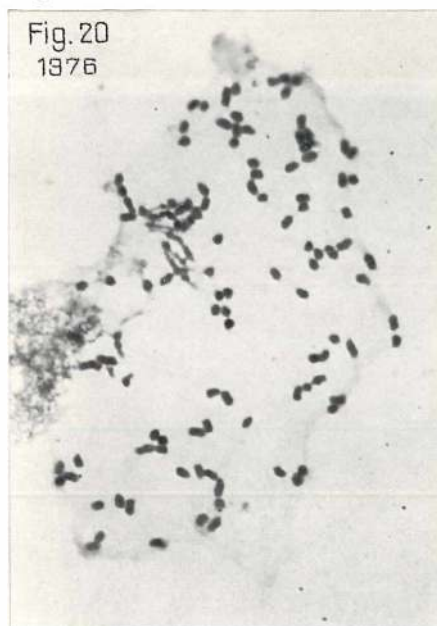


Fig. 20a
1976

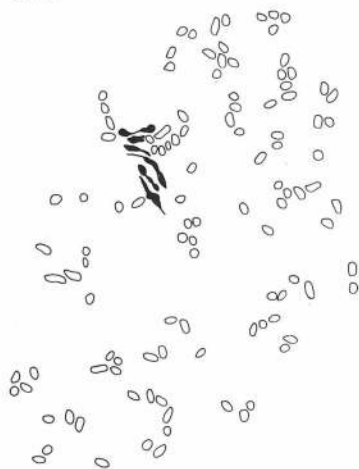


Fig. 21a
1976

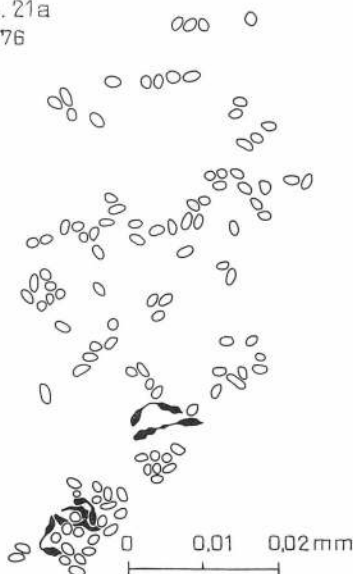


Fig. 22a
AS/63



Fig. 23a
AS/63



Fig. 24a
AS/515 (ii)



Fig. 25a
AS/515 (ii)



Tafel 14

A. Sleep und T. Reichstein

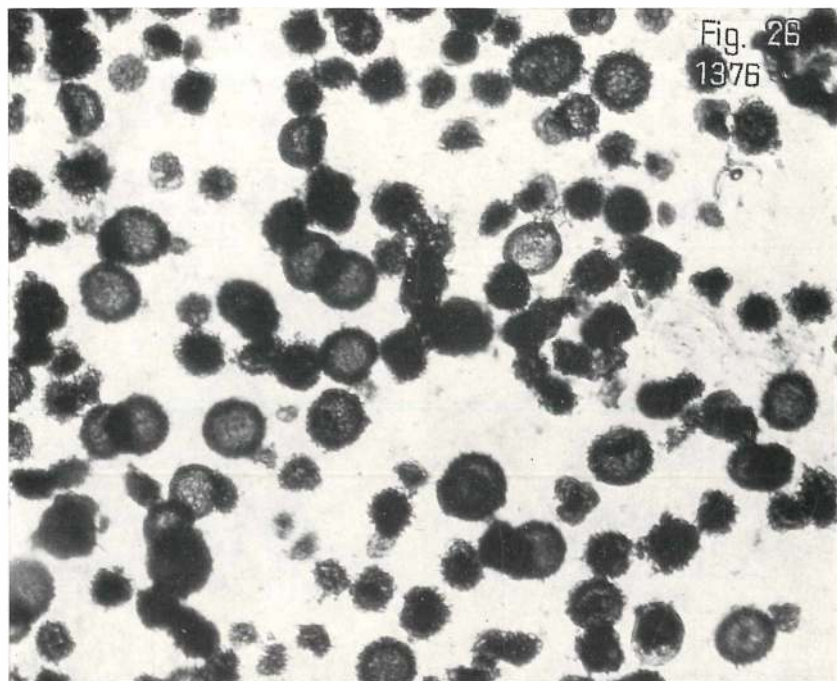


Fig. 26. — Sporangieninhalt reifer Sori von *Polystichum* $\times$ *illyricum* ⑥ Vergrößerung 200-fach. Neben dunklen körnigen Massen sind gut umgrenzte grosse runde Gebilde sichtbar.
 Fig. 27. Sporen von *Polystichum aculeatum* zum Vergleich. Beide Präparate in Balsam. Photo Dr. Louis Jenny, Basel.