

Neue *Cystopteris*-Hybriden aus der Schweiz und Erstnachweis von *Cystopteris pseudoregia* für Deutschland

STEFAN JEßEN

Zusammenfassung: Es werden drei neue *Cystopteris*-Hybriden aus der Schweiz beschrieben: *Cystopteris xaxalpensis*, *C. xpertusioensis* und *C. xheptaploidea*. Die Hybriden treten vereinzelt bis zerstreut an den gemeinsamen Standorten der Elternsippen auf. Außerdem wird der Erstnachweis der octoploiden *C. pseudoregia* für Deutschland publiziert.

Abstract: New *Cystopteris* hybrids from Switzerland and first record of *Cystopteris pseudoregia* for Germany. Three new *Cystopteris* hybrids from Switzerland are described: *Cystopteris xaxalpensis*, *C. xpertusioensis*, and *C. xheptaploidea*. The hybrids usually occur singly or scattered at the common locations of the parent taxa. Furthermore, the first record of the octoploid *C. pseudoregia* for Germany is published.

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

1. Einleitung

In Europa werden gegenwärtig 8 Arten der Gattung *Cystopteris* BERNH. unterschieden:

- C. alpina* (LAM.) DESV., Mém. Soc. Linn. Paris 6(3): 264 (1827) (Abb. 1).
- C. diaphana* (BORY) BLASDELL, Mem. Torrey Bot. Club 21(4): 47 (1963)
- C. dickieana* R.SIM, Gard. Farmers' J. ser. 2(2): 308 (1848)
- C. fragilis* (L.) BERNH., Neues J. Bot. 1(2): 26 (1805) (Abb. 2)
- C. huteri* (MILDE) SHMAKOV, Ukrain. J. Ecol. 8(4): 293 (2018) (Abb. 3).
- C. montana* (LAM.) DESV., Mém. Soc. Linn. Paris 6(3): 264 (1827)
- C. pseudoregia* (RIVAS MART., T.E.DÍAZ, FERN.

PRIETO, LOIDI & PENAS) RIVAS MART., Itinera Geobot. 15(2): 700 (2002)

C. sudetica A.BRAUN & MILDE, Jahresber. Schles. Ges. Vaterländ. Cult. 33: 92 (1855)

Die beiden tetraploiden Arten *C. montana* und *C. sudetica* bilden morphologisch durch die breit dreieckigen Blattspreiten auf langen Stielen und auch durch phylogenetische Resultate bestätigt (ROTHFELS & al. 2013, 2014) zusammen mit verwandten außereuropäischen Taxa eigene Gruppen (clades). Offenbar hat *C. montana* auch einen von den anderen tetraploiden *Cystopteris*-Arten abweichenden DNA-Gehalt. Die übrigen sechs Taxa werden zum so genannten *Cystopteris-fragilis*-Komplex gezählt. Weltweit betrachtet gehören hierzu weitere Sippen in Nord- und Südamerika, Asien, Australien und Neuseeland sowie auf weiteren Inseln oder Inselgruppen (BLASDELL 1963, SHMAKOV & al. 2018, GUREYEVA 2020, HASSLER 2025). Der *C.-fragilis*-Komplex gliedert sich außerdem in eine Gruppe stachelsporiger Taxa, zu der die meisten Taxa gehören und in eine Gruppe mit stachellosen Sporen, die eine runzelige Oberfläche mit geschwungenen Leisten besitzen. Es handelt sich dabei um tetra- und hexaploide Taxa, die bisher meistens unter dem Namen *C. dickieana* zusammengefasst werden (MANTON & REICHSTEIN 1965, DOSTÁL & REICHSTEIN 1984). Zwar unterscheidet sich der Kern-DNA-Gehalt tetraploider *C. fragilis* und tetraploider *C. dickieana* nach OBERMAYER & al. (2002) nicht bzw. kaum, jedoch zeigen Hybriden beider Sippen nach VIDA (1974) Paarungsverhältnisse in der Meiose, die nahelegen, dass sich die Genomzusammensetzung der Eltern unterscheidet und somit ausreichend getrennte und als Arten zu bewertende Taxa vorliegen.

VIDA (1974) und VIDA & MOHAY (1980) konnten durch Analysen der Paarungsverhältnisse der Chromosomen in der Meiose künstlich hergestellter Hybriden nachweisen, dass die europäischen Vertreter des *C.-fragilis*-Komplexes einen allopolyploiden Verwandtschaftszusammenhang haben. Die Genomzusammensetzung



Abb. 1: *Cystopteris alpina* (SJ-4092): Schweiz, Kanton Tessin: oberhalb der Alpe Pertusio unterhalb Passo del Lucomagno, 1880 m; S. Jeßen 2019.



Abb. 2: *Cystopteris fragilis* (6x) (SJ-4240/1): Schweiz, Kanton Tessin: Maggia-Talhang oberhalb Grasso di Dentro, 1824 m; S. Jeßen 2022.



Abb. 3: *Cystopteris huteri*, rechts *C. alpina*: Schweiz, Kanton Tessin: oberhalb der Alpe Pertusio unterhalb Passo del Lucomagno, 1880 m; S. Jeßen 2025.

eines polyploiden Taxons weist jeweils Chromosomensätze verschiedener Ausgangsarten auf. Das bedeutet, dass die höher ploiden Taxa durch Chromosomenverdopplung aus Hybriden verschiedener niedriger ploidier Arten entstanden sind. Bei autopolyploiden Komplexen hingegen sind die polyploiden Taxa zwar ebenfalls durch Chromosomenverdopplung entstanden, enthalten jedoch nahezu homologe Chromosomensätze. Die Entstehung des eng verwobenen *C.-fragilis*-Komplexes ist auf die Existenz mehrerer diploider Ausgangsarten zurückzuführen. Von diesen diploiden Arten konnte jedoch in Europa bisher keine gefunden werden. Jedoch stellten VIDA & MOHAY (1980) fest, dass offenbar zwei Chromosomensätze hexaploider *C. fragilis* identisch mit denjenigen der diploiden *C. protrusa* (WEATH.) BLASDELL aus Nordamerika sind.

HAUFLER (1985) und HAUFLER & WINDHAM (1991) geben als Ausgangsarten für *C. fragilis* die nordamerikanische diploide *C. reevesiana* LELLINGER (LELLINGER 1981) sowie eine unbe-

kannte, möglicherweise bereits ausgestorbene hypothetische diploide Art, „*C. hemifragilis*“ an (vgl. auch ROTHFELS & al. 2014, EKRT & al. 2022). Eine weitere diploide Art in Nordamerika ist *C. bulbifera* (L.) BERNH. Diese und die anderen Diploiden bildeten in Nordamerika weitere allopolyploide Taxa und somit einen eigenen Verwandtschaftskreis innerhalb des *C.-fragilis*-Komplexes (HAUFLER 1985, LELLINGER 1985, HAUFLER & WINDHAM 1991).

Auf Grund des allopolyploiden Zusammenhanges im *C.-fragilis*-Komplex (es sind Chromosomensätze mit denen anderer Taxa homolog, andere wiederum unterscheiden sich), erscheint das Artkonzept, wie es z. B. bei *Dryopteris*, *Polystichum*, *Polypodium*, *Oeosporangium* und weiteren Farngattungen verwendet wird, vom taxonomischen Standpunkt aus und von der Bestimmungspraxis her auch beim *C.-fragilis*-Komplex am sinnvollsten zu sein.

Zwei sich durch Bedrückung der Blätter auszeichnende Taxa sind die tetraploide *C. fragilis* subsp. *huteri* (MILDE) PRADA & SALVO und die

hexaploide *C. fragilis* subsp. *oromediterraneum* PÉREZ CARRO & FERNÁNDEZ ARECES. Das als *C. fragilis* var. *huteri* MILDE (MILDE 1867: 149) beschriebene Taxon, das später zur subsp. *huteri* (MILDE) PRADA & SALVO (PRADA & SALVO 1985) erhoben und neuerdings als Art *C. huteri* (SHMAKOV & al. 2018) bewertet wird, war den Botanikern schon früh aufgefallen. Eine genaue morphologische Beschreibung der aus den Dolomiten Norditaliens beschriebenen Sippe findet sich bei LUERSEN (1889), eine kürzere Darstellung bei DOSTÁL & REICHSTEIN (1984). Erste Resultate eines umfangreichen DNA-Sequenzierungs-Projektes am Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik der Universität Zürich zeigen, dass *C. huteri* offenbar ein gegenüber *C. fragilis* (tetraploid) eigenes Subgenom besitzt (Dieder de Frens & Michael Kessler, pers. Mitt.).

Von besonderem Interesse ist neben einem octoploiden Taxon auf Hawaii (*C. douglasii* Hook., vgl. BLASDELL 1963, CAVE 1964, LÖVE & al. 1977) auch der Nachweis eines octoploiden Vertreters von *C. fragilis* s. l. in Europa. Dieser wurde zunächst vom Bucegi-Gebirge in Rumänien publiziert (VIDA 1974, VIDA & MOHAY 1980), später auch im Pirin-Gebirge in Bulgarien entdeckt (JEßEN 1991). PÉREZ CARRO & FERNÁNDEZ ARECES (2020, 2023) wiesen mit zahlreichen Analysen der Chromosomenzahlen nach, dass eine von den Picos de Europa (CARRO & FERNÁNDEZ ARECES 2023) in Nord-Spanien als *C. fragilis* subsp. *pseudoregia* (RIVAS MARTÍNEZ & al. 1984) beschriebene, später zur Art *C. pseudoregia* erhobene Sippe ebenfalls octoploid ist. Somit erschien es möglich, dass diese mit dem octoploiden Zytotyp anderer Herkünfte identisch ist. Der Vergleich von Exemplaren verschiedener Herkünfte mit einer Pflanze vom locus classicus in Nord-Spanien zeigte tatsächlich weitgehende Übereinstimmung. *C. pseudoregia* wurde mittlerweile auch aus dem Alpengebiet in der Schweiz, den französischen Pyrenäen, dem Balkangebirge in Bulgarien und von Nordmazedonien (HANUŠOVÁ & al. 2019, unter „*C. alpina* 8x“) nachgewiesen (JEßEN 2023b). Weitere Belege, die morphologisch ebenfalls zu *C. pseudoregia* gehören, gibt es von Montenegro, den französischen Seealpen, Nord-Italien, Griechenland und Slowenien. Offenbar kommt die Art auch in Schottland vor (vgl. TENNANT 2022, unter „*C. alpina* variant“), von wo sich Pflanzen als octoploid erwiesen (Libor Ekrť in litt.). Ob ein Fund in der

Tschechischen Republik (HANUŠOVÁ & al. 2019, unter „*C. fragilis* 8x“) bei Nové Město bei 320 m zu *C. pseudoregia* gehört, erscheint hingegen fraglich, weil die Art in dieser Höhenlage nicht zu erwarten ist. Ihre Vorkommen befinden sich an Dolomit- bzw. Kalkfelsen sowie in Karfluren vorzugsweise in der subalpinen und alpinen, aber auch in der hochmontanen Höhenstufe. *C. pseudoregia* ist in weiteren Hochgebirgen Europas sowie möglicherweise auch in Vorderasien zu erwarten.

2. Hybriden

Für Europa (in einem Fall aus der Türkei, aber auch für Europa angegeben) wurden bisher folgende, in der Natur gefundene Hybriden beschrieben:

***Cystopteris* × *montserratii* PRADA & SALVO** (*C. dickieana* × *C. fragilis*)

Die Hybride wurde beschrieben von Lérída, Artigas de Lin, Valle de Arán (Spanien). Auf Grund der Angabe, dass sowohl Sporen mit stacheliger als auch mit rippiger Oberfläche auftreten, ist zweifelhaft, dass es sich um eine durch abertierte Sporen gekennzeichnete Hybride gehandelt hat.

***Cystopteris* × *vidae* FRASER-JENK. & PARRIS** (*C. alpina* × *C. fragilis* subsp. *fragilis*)

FRASER-JENKINS & PARRIS (2020) beschreiben diese Hybride von einer Stelle in der Türkei ohne Angaben zu zytologischen oder durchflusszytometrischen Resultaten, Schließzellenlängen etc. Es ist daher ungewiss, ob neben *C. alpina* ein tetraploider oder hexaploider Vertreter des *C.-fragilis*-Komplexes oder gar die octoploide *C. pseudoregia* als Elternsippe beteiligt war. Angegeben wird die Hybride von den Autoren auch für Rumänien und weitere europäische Länder.

***Cystopteris* × *christii* HAHNE** (*C. fragilis* × *C. montana*)

Eine Hybride unter der Bezeichnung *Cystopteris fragilis* × *montana* wurde beschrieben von CHRIST (1900: 161). Sie wurde gefunden in der Schweiz (Creux du Van, Jura). Ob die spätere Benennung von HAHNE (1904: 103) unter „*Cystopteris fragilis* × *montana* (C. Christii nom. nov.)“ gültig ist, wäre zu prüfen. Nach DOSTÁL &

REICHSTEIN (1984) ist ein Beweis, dass wirklich eine Hybride vorlag, nicht erbracht.

Einen weiteren Fund in der Schweiz publizierte BAUR (1995). Das abgebildete Exemplar angeblicher *C. fragilis* × *C. montana* (*C. ×christii*) aus dem Tal des Großen Entlen bei Hasle, Kanton Luzern, hat auffallend dreieckige Blattspreiten. Die Elternschaft betreffend wird angegeben, dass *C. fragilis* am Standort sehr variabel sei. In Abb. 5 wird hierzu ein Blatt mit am Grunde ziemlich ungewöhnlich breiter Blattspreite sowie in Abb. 4 ein Blatt abgebildet, das nach der Morphologie zu *C. pseudoregia* gehört. Zur Bestätigung der Hybridnatur standen weder Material zur Feststellung abortierter Sporen noch Resultate zytologischer Untersuchungen zur Verfügung.

TLAŁKA (2018) publizierte einen Fund unter *C. ×christii* aus Polen. Die Abbildungen legen in der Tat nahe, dass es sich um eine Hybride zwischen *C. fragilis* s.l. und *C. montana* handelt. Ein freundlicherweise vom Autor überlassenes lebendes Exemplar zeigte eindeutig abortierte Sporen. Der ermittelte Wert des DNA-Gehaltes

(FCM, DAPI) war unter Berücksichtigung des für *C. montana* bekannten höheren Wertes so hoch, dass als zweiter Elter offenbar nicht tetraploide *C. fragilis*, sondern am ehesten ein hexaploider Vertreter in Frage kommt.

DOSTÁL & REICHSTEIN (1984) geben diverse Hybrid-Kombinationen an:

***C. fragilis* (4x) × *C. fragilis* (6x):** relativ häufig, zytologisch gesichert aus Korsika, der Schweiz und der Türkei,

***C. fragilis* (4x) × *C. alpina*:** relativ häufig; zytologisch gesichert bisher nur aus der Schweiz (Lac Taney, Wallis): $2n = 210$ mit ca. 84 Bi- und 42 Univalenten,

***C. fragilis* × *C. dickieana*:** bisher nur aus Norwegen bekannt; Kombination der elterlichen Zytotypen nicht bekannt; eine Hybride dieser Elternschaft wurde später unter dem Namen *C. ×montserratii* aus Spanien beschrieben (PRADA & SALVO 1985),

***C. ×christii* HAHNE (*C. fragilis* × *C. montana*):** nur einmal in der Schweiz (Creux du Van, Jura); Der Beweis, dass wirklich eine Hybride vorlag, ist nicht erbracht.



Abb. 4: *Cystopteris pseudoregia*: Schweiz, Kanton Bern: Brienz, Axalp, oberhalb Chruttmettli, 1760 m; S. Jeßen 2025.

PRELLI & BOUDRIE (2021) geben intraspezifische, pentaploide Hybriden *C. fragilis* × *C. fragilis* für das französische Festland, Großbritannien, Spanien, Island und Norwegen sowie *C. alpina* × *C. fragilis* von Frankreich, Schweiz, Italien, Norwegen und Rumänien an.

Interessant sind neuere Resultate von PTÁČEK & al. (2023), wonach besonders pentaploide Hybriden eine gewisse Anzahl intakter Sporen bildeten, die lebensfähige Jungpflanzen ergaben. Berichtet wird auch von einem Genfluss von den Pentaploiden zu tetra- und hexaploiden Populationen. Ob dieser Mechanismus auch in der Natur auftritt, bedarf weiterer Untersuchungen.

3. Material und Methoden

Zum Vergleich der *Cystopteris*-Taxa dienten ca. 360 Herbarbelege aus Europa und Nordamerika, vereinzelt auch aus Südamerika, Neuseeland und West-Asien. Bei gezielten Exkursionen wurden darüber hinaus lebende Pflanzen für die Kultur im Arktisch-Alpinen Garten Chemnitz gesammelt. Diese wurden zum morphologischen Vergleich, zur Sporenmessung, in wenigen Fällen zur Messung von Schließzellen sowie für durchflusszytometrische, seltener zytologische Untersuchungen herangezogen.

Zur Ermittlung der Sporengrößen und Schließzellengrößen wurden in der Regel 10–40 Messungen durchgeführt und die Standardabweichung sowie der Mittelwert errechnet. Die Messungen erfolgten in Wasser bei 360-facher Vergrößerung mittels eines Messokulares, das mit einer Mikrometerstrichplatte des Herstellers Carl Zeiss Jena kalibriert wurde. Die Mittelwerte können, bis auf einen nicht allzu großen Überschneidungsbereich den verschiedenen Ploidiestufen der *Cystopteris*-Arten zugeordnet werden. Bei Hybriden, die abortiertes Sporenmaterial besitzen, das eine große Streuung aufweist, ist das Merkmal der Sporengröße allerdings weitgehend ungeeignet.

Vereinzelte zytologische Untersuchungen erfolgten durch Helga Rasbach (†) durch Analysen der Paarungsverhältnisse in Meiose an Proben von Sporenmutterzellen. Zu einzelnen Herbarbelegen (u. a. aus dem Herbarium von Tadeus Reichstein †) liegen zytologische Resultate von Mary Gibby (†), Gábor Vida (†), Irene Manton (†) und Walter Bujnoch (†) vor.

Die durchflusszytometrische Untersuchung (FCM, flowcytometrie) zahlreicher Proben wurde von L. Ekrt und Kateřina Vejvodová, Universität von Südböhmen, České Budějovice, durchgeführt. Zur Methode vgl. HANUŠOVÁ & al. (2019). Dabei wurde vorrangig die Methode der DAPI-Färbungsanalyse (mittels Fluoreszenzfarbstoff 4',6-Diamidin-2-phenylindol), seltener die Methode mit dem Farbstoff Propidiumiodid (PI) angewandt. Als Vergleichsstandard diente meistens *Vicia faba*, in mehreren Fällen auch *Chlorophytum comosum* (THUNB.) JACQUES. Insgesamt wurden bisher etwa 60 *Cystopteris*-Proben aus Europa und Nordamerika, eine aus Pakistan und eine aus Russland (Ural-Gebirge) untersucht. Wie die beiden Diagramme in Abb. 7 und 8 zeigen, ist durch den Vergleich der Werte in den allermeisten Fällen eine Zuordnung zum jeweiligen Ploidiegrad möglich.

4. Neue Hybriden für Europa

Cystopteris × *axalpensis* S.JESS., hybr. nov. = *C. alpina* × *C. fragilis* (6x, Abb. 9)

Holotypus: Schweiz, Kanton Bern: Axalp südlich Brienz, Kalkfelsen am Weg von Chruttmättli zur Alp Urserli, ca. 2647629/1173959 (CH1903+ / LV95), 1761 m ü. NHN, 11.9.2024, S. Jeßen 4306/2 (JE); mit *C. alpina* und hexaploider *C. fragilis* sowie *C. pseudoregia*; Sporen abortiert; FCM-Probe vom 9.7.2024: 0,63 (DAPI, Standard *Vicia faba*), hexaploid (L. Ekrt in litt. 18.8.2024).

Isotypus: 11.9.2024, S. Jeßen 4306/2 (Herb. Jeßen).

Paratypi: (1) Bulgarien, Pirin, Banski-Suchdol-Circus, Karflur bei 2250 m ü. NHN, mit den Elternsipp, 11.7.1978, S. Jeßen 1406 (Herb. Jeßen); FCM: 0,63 (DAPI), hexaploid (L. Ekrt in litt. 4.9.2020); (2) Schweiz, Kanton Bern, Axalp südl. Brienz, Karflur bei Alp Urserli, ca. 2648191/1173683 (CH1903+ / LV95), ca. 1802 m ü. NHN, 9.7.2024 & 11.9.2024, S. Jeßen 4306/5 (Herb. Jeßen); Sporen abortiert; FCM-Probe vom 9.7.2024: 0,63 (DAPI, Standard *Vicia faba*), hexaploid (L. Ekrt in litt. 18.8.2024); (3) Schweiz, Kanton Bern: Axalp südlich Brienz, Kalkfelsen am Weg von Chruttmättli zur Alp Urserli, ca. 2647629/1173959 (CH1903+ / LV95), 1761 m ü. NHN, 9.7.2024, S. Jeßen 4306/2 (Herb. Jeßen); mit *C. alpina* und hexaploider *C. fragilis* sowie *C. pseudoregia*;

Sporen abortiert; FCM-Probe vom 9.7.2024: 0,63 (DAPI, Standard *Vicia faba*), hexaploid (L. Ekrt in litt. 18.8.2024).

Descriptio: Leaves 15–40 cm or more, bipinnate, glandless, pinnules pinnatisect; dark coloration of the petiole rarely extending beyond the first pinnae (usually not in *C. alpina*, in hexaploid *C. fragilis* usually well beyond); last pinnae segments often somewhat elongated, wider than 2 mm (in *C. alpina* usually narrowly oblong to almost linear, rarely oval, usually 1–2 mm wide); veins partly terminating in the indentation of the pinnae segments, partly in the tips (in *C. alpina* veins usually clearly terminating in indentations, in *C. fragilis* in the tips); spores clearly aborted; hexaploid.

Beschreibung: Blätter 15–40 cm oder länger, drüsenlos, zweifach gefiedert, letzte Fiedern 2. Ordnung fiederteilig; Dunkelfärbung des Blattstiels seltener bis über die ersten Fiedern hinaus reichend (bei *C. alpina* meist nicht, bei hexaploider *C. fragilis* oft weit darüber hinaus); letzte Fiederabschnitte oft etwas verlängert, breiter als 2 mm (bei *C. alpina* meist schmal länglich bis fast linealisch, selten oval, meist 1–2 mm breit); Adern teils in die Ausrandung der Fiederzähne auslaufend, teils in die Spitzen (bei *C. alpina* Adern meist deutlich in die Buchten der ausgerandeten Fiedersegmente auslaufend, bei *C. fragilis* in die Spitzen); Sporen deutlich abortiert; hexaploid.

Derivatio: Benannt nach dem Fund der Hybride nahe Axalp südlich Brienz, Kanton Bern, in der Schweiz.

Anmerkung: Weil FRASER-JENKINS & PARRIS (2020) keine Resultate über den Ploidiegrad der von ihnen benannten Hybride *C. xvidae* und auch keine näheren Angaben zum beteiligten Taxon von *C. fragilis* s.l. angeben konnten, ist die Kombination der Elternarten nicht bekannt. Neben der hexaploiden *C. alpina* kann somit tetraploide oder hexaploide *C. fragilis* oder sogar octoploide *C. pseudoregia* beteiligt gewesen sein. Ich verwende bei der hier vorgestellten Hybride zunächst den Rang einer Nothospecies. Sollten sich einmal nähere Einzelheiten zur Elternschaft von *C. xvidae* herausstellen, so kann dann, je nach dem Ergebnis, eine Umbenennung bzw. Umkombination erfolgen.

Erschwerend ist außerdem die Tatsache, dass vor Kodifizierung der botanischen Nomenklatur keine Typusexemplare festgelegt

wurden. Das Basionym von *C. fragilis* (L.) BERNH. ist *Polypodium fragile* L. (LINNÉ 1753: 1091). Zwar wurde inzwischen ein Lectotypus von *Polypodium fragile* festgelegt (COPELAND 1929: 56: Amman 52, Herb. Linn. No. 1251.51 [LINN]), jedoch ist offenbar unklar, welchem Taxon dieser zuzuordnen ist, das heißt tetraploider oder hexaploider *C. fragilis* s.l. *C. pseudoregia* kommt morphologisch nach Begutachtung des Beleges 1251.51 offensichtlich nicht in Frage. Die drei genannten Taxa sind nach den zytologischen Resultaten von VIDA (1974) und VIDA & MOHAY (1980) allopolyploiden Ursprungs und auch hexaploider *C. fragilis* käme somit, wie tetraploider, am ehesten Artstatus zu.

***Cystopteris xpertusioensis* S.JESS., hybr. nov. = *C. huteri* × *C. pseudoregia* (Abb. 5 & 10)**

Holotypus: Schweiz, Kanton Tessin: Alpe Pertusio unterh. Passo del Lucomagno: nach NW gerichtetes Dolomittelsband hinter Sorgente del Brenno, ca. 2704539/1156545 (CH1903+ / LV95), ca. 1838 m ü. NHN, 9.7.2025, S. Jeßen 4328 (JE); unmittelbar zusammen mit den Elternsippen; Sporen abortiert; FCM-Probe vom 10.7.2025: 0,61 (DAPI, Standard *Chlorophytum comosum*) hexaploid (L. Ekrt in litt. 3.8.2025) **Isotypus:** 9.7.2025, S. Jeßen 4328 (Herb. Jeßen).

Descriptio: Leaves 15–30 cm, bipinnate, pinnules partly pinnatisect, on the edge and on the pinnate stalks occasionally covered with small, transparent glands as in *C. huteri*; dark coloration of the petiole usually does not extend beyond the first pinnae (not in *C. pseudoregia*, but usually far beyond in *C. fragilis*); leaf tip and leaflets often somewhat compressed (as in *C. pseudoregia*), last pinnae segments often somewhat elongated, but wider than 2 mm; veins in the tip, less often in the indentation of the pinnae segments (in *C. pseudoregia* veins usually end at the tips and in indentation); spores clearly aborted; hexaploid.

Beschreibung: Blätter 15–30 cm lang, zweifach gefiedert, Fiedern 2. Ordnung zum Teil fiederteilig, am Rand und an den Fiederstielen vereinzelt mit kleinen, durchsichtigen Drüsen besetzt wie bei *C. huteri*; Dunkelfärbung des Blattstiels meist nicht über das erste Fiederpaar hinaus reichend (bei *C. pseudoregia* nicht, bei *C. fragilis* oft weit darüber hinaus); Blattspitze und Fiedern oft etwas gestaucht (wie bei *C. pseudoregia*), letzte Fiederabschnitte oft etwas verlängert,

aber breiter als 2 mm; Adern in die Spitze, seltener in die Ausrandung der Zähne der Fiedersegmente auslaufend (bei *C. pseudoregia* Adern meist in der Spitze und in der Ausrandung der Fiedersegmente endend); Sporen deutlich abortiert; hexaploid.

Derivatio: Benannt nach dem Ort des ersten Nachweises der Hybride im Bereich der Alpe Pertusio unterhalb Passo del Lucomagno im Kanton Tessin.

Anmerkung: Weil die Hybride hexaploid ist, kommt als Elternkombination am Standort nur *C. alpina* (hexaploid) × *C. fragilis* (hexaploid) oder *C. huteri* (tetraploid) × *C. pseudoregia* (octoploid) in Betracht. Die Hybride zeigt größere Ähnlichkeit mit *C. pseudoregia*. Da tetraploide *C. fragilis* s. str. am Standort bei der Alp Pertusio nicht gefunden wurde, kommt als zweiter Elter nur die ebenfalls unmittelbar mit der Hybride vorkommende tetraploide *C. huteri* in Frage. Dafür spricht auch das Auftreten vereinzelter Drüsen an den Blättern.

Cystopteris ×heptaploidea S.Jess., hybr. nov. = *C. alpina* × *C. pseudoregia* (Abb. 6 & 11)

Holotypus: Schweiz, Kanton Bern: Axalp südl. Brienz: Karflur bei Alp Urserli, 2648071/1173674 (CH1903+ / LV95), 1805 m ü. NHN, 7.7.2022, S. Jeßen 4242 (JE); mit *C. alpina*, *C. fragilis* (6x) und *C. pseudoregia* sowie *Dryopteris villarii* und *Asplenium viride*; FCM-Probe vom 7.7.2022: 23,98 pg/2C (PI), 0,72 (DAPI, Standard *Vicia faba*), heptaploid (L. Eckt in litt. 3.9.2022).

Isotypus: 7.7.2022, S. Jeßen 4242 (Herb. Jeßen)
Paratypus: Schweiz, Kanton Glarus, Wanderweg am Pragelpass, 1580 m ü. NHN, im moosigen Boden einer feuchten Wiese, 47,00052, 8,87168 (WGS 84), 11.7.2024, D. de Frens 49, (Herb. de Frens); FCM, DAPI: heptaploid; Sequenzierungsergebnisse weisen auf eine Beteiligung von *Cystopteris alpina* und *C. pseudoregia* hin (M. Kessler pers. Mitt.).

Descriptio: Leaves 10–20 cm, 2- to almost 3-pinnate, glandless; dark coloration of the petiole usually not reaching the first pinnae; last



Abb. 5: *Cystopteris xpertusioensis* (SJ-4328): Schweiz, Kanton Tessin: oberhalb Alpe Pertusio unterhalb Passo del Lucomagno, 1838 m; S. Jeßen 2025.



Abb. 6: *Cystopteris xheptaploidea* (SJ-4242): Schweiz, Kanton Bern: Brienz, Axalp, Alp Urserli, 1805 m; S. Jeßén 2025.

pinnae segments often somewhat elongated, usually wider than 2 mm (in *C. alpina* usually narrowly oblong to almost linear, rarely oval, usually 1–2 mm wide); veins sometimes taper to the tip, but often also to the indentation of the pinnae segments (in *C. alpina*, veins usually taper to clearly in indentation, in *C. pseudoregia* veins usually end at the tips and in indentation); spores clearly aborted; heptaploid.

Beschreibung: Blätter 10–20 cm lang, 2- bis nahezu 3-fach gefiedert, drüsenlos; Dunkelfärbung des Blattstiels meist nicht bis zum ersten Fiederpaar reichend; letzte Fiederabschnitte oft etwas verlängert, meist breiter als 2 mm (bei *C. alpina* meist schmal länglich bis fast linealisch, selten oval, meist 1–2 mm breit); Adern teils in die Spitze, oft aber auch in die Ausrandung

der Fiedersegmente auslaufend (bei *C. alpina* Adern meist deutlich in Ausrandungen auslaufend, bei *C. pseudoregia* meist in die Spitzen); Sporen deutlich abortiert; heptaploid.

Derivatio: Benannt nach dem heptaploiden Ploidiegrad der Pflanze.

Anmerkung: In der Umgebung des Wuchsortes der Hybride kommen *C. alpina* (6x), *C. fragilis* (6x) und *C. pseudoregia* (8x) vor. Eine heptaploide Hybride kann somit nur aus einem hexaploiden und einem octoploiden Taxon entstanden sein. Die Erscheinungsform sowie die morphologischen Merkmale im Detail zeigen, dass neben der octoploiden *C. pseudoregia* heptaploide *C. alpina* beteiligt gewesen sein muss und nicht hexaploide *C. fragilis*.

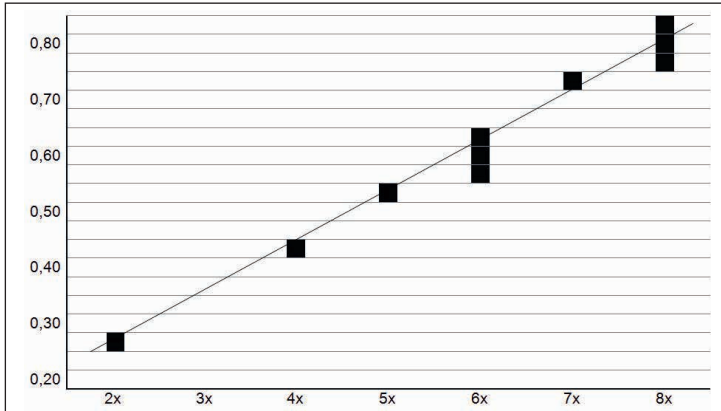


Abb. 7: Die Resultate durchflusszytometrischer Messungen (DAPI) an Vertretern des *Cystopteris-fragilis*-Komplexes verdeutlichen die Abhängigkeit der Werte vom Ploidiegrad; Der Wert zu „2x“ wurde an einer Probe von *C. protrusa* aus Illinois (USA) ermittelt; 4x: *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. huteri*, *C. tennesseensis* SHAVER; 5x: *C. alpina* × *C. fragilis* (*C. xaxalpensis*) und weitere, pentaploide Hybriden; 6x: *C. alpina*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. laurentiana* (WEATH.) BLASDELL, *C. fragilis* × *C. pseudoregia*(?) und weitere, hexaploide Hybriden; 7x: *C. xheptaploidea*; 8x: *C. pseudoregia*; die unterschiedliche Streuung der Werte ist durch die relativ geringe Probenmenge bedingt. – The results of flow cytometric measurements (DAPI) on representatives of the *Cystopteris fragilis*-complex illustrate the dependence of the values on the degree of ploidy; The value for “2x” was determined on a sample of *C. protrusa* from Illinois (USA); 4x: *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. huteri*, *C. tennesseensis*; 5x: *C. alpina* × *C. fragilis* (*C. xaxalpensis*) and other pentaploid hybrids; 6x: *C. alpina*, *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. laurentiana*, *C. fragilis* × *C. pseudoregia*(?) and other hexaploid hybrids; 7x: *C. xheptaploidea*; 8x: *C. pseudoregia*; the variation in the values is due to the relatively small sample size.

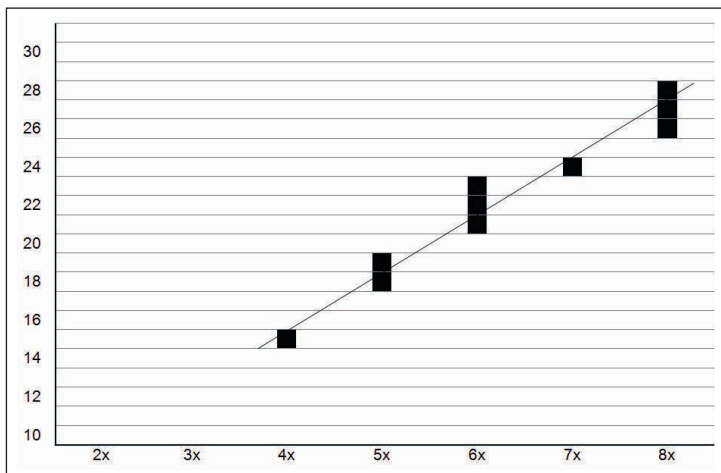


Abb. 8: Die Resultate durchflusszytometrischer Messungen (PI, Werte in pg/2C) an Vertretern des *Cystopteris-fragilis*-Komplexes verdeutlichen die Abhängigkeit der Werte vom Ploidiegrad; 4x: *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. tennesseensis*; 5x: *C. alpina* × *C. fragilis*, *C. fragilis* (4x) × *C. fragilis* (6x)?; 6x: *C. alpina*, *C. fragilis*, *C. fragilis* × *pseudoregia* (?); 7x: *C. xheptaploidea*; 8x: *C. pseudoregia*. – The results of flow cytometric measurements (PI, values in pg/2C) on representatives of the *Cystopteris fragilis*-complex illustrate the dependence of the values on the degree of ploidy; 4x: *C. dickieana*, *C. fragilis*, *C. tennesseensis*; 5x: *C. alpina* × *C. fragilis*, *C. fragilis* (4x) × *C. fragilis* (6x)?; 6x: *C. alpina*, *C. fragilis*, *C. fragilis* × *pseudoregia* (?); 7x: *C. xheptaploidea*; 8x: *C. pseudoregia*.



Abb. 9: **A:** *Cystopteris alpina* (S. Jeßen 4311), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, oberhalb Chruttmättli, 1762 m; **B:** *Cystopteris xaxalpensis* (S. Jeßen 4306/2), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, oberhalb Chruttmättli, 1761 m; **C:** *Cystopteris fragilis* (6x) (S. Jeßen 4306/1), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, oberhalb Chruttmättli, 1757 m; Maßstab: 5 cm.

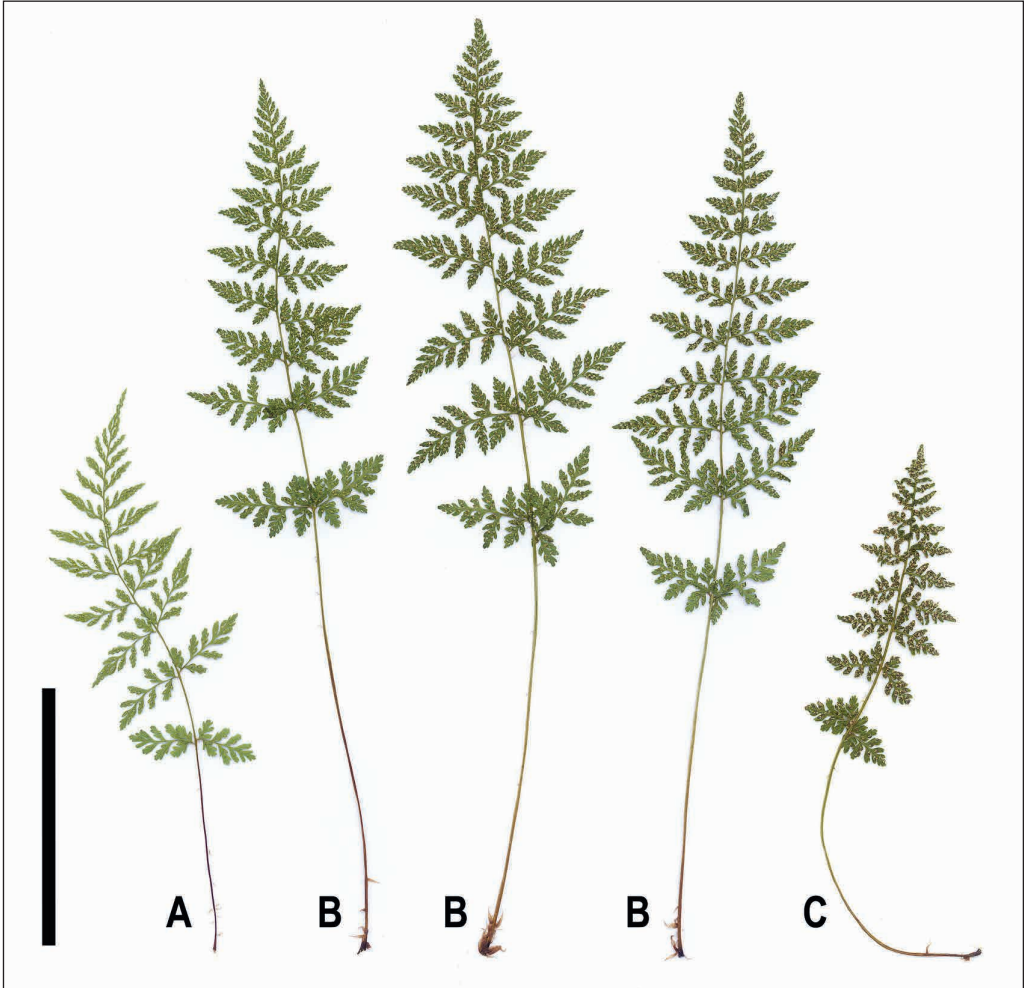


Abb. 10: **A:** *Cystopteris huteri* (SJ-4324), Schweiz, Kanton Tessin: oberhalb Alp Pertusio, 1838 m; **B:** *Cystopteris x pertusioensis* (SJ-4328), Schweiz, Kanton Tessin: oberhalb Alp Pertusio, 1838 m; **C:** *Cystopteris pseudoregia* (SJ-4326), Schweiz, Kanton Tessin, oberhalb Alp Pertusio, 1835 m; Maßstab: 5 cm.



Abb. 11: **A:** *Cystopteris alpina* (S. Jeßen 4243), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, Alp Urserli, 1795 m; **B:** *Cystopteris* $\times$ heptaploidea (S. Jeßen 4242), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, Alp Urserli, 1805 m; **C:** *Cystopteris pseudoregia* (S. Jeßen 4244/1), Schweiz, Kanton Bern: Axalp, oberh. Chruttmettli, 1745 m; Maßstab: 5 cm.

5. Erstnachweis von *Cystopteris pseudoregia* für Deutschland

Nachdem *C. pseudoregia* auch in den Alpen der Schweiz und in Hochgebirgen anderer Länder nachgewiesen wurde, dokumentiert folgender Beleg auch das Vorkommen im Gebiet der Alpen Deutschlands:

Cystopteris pseudoregia: Deutschland, Bayern, Wettersteingebirge südwestlich Elmau bei Garmisch-Partenkirchen: westl. des Schachentors bei 1870 m ü. NHN, sparsam mit *Cystopteris alpina*, Kalk; S. Jeßen 2898 & Lutz Lehmann (Abb. 12), 15.9.1997; (Herb. Jeßen); Sporen normal, groß, (43–)46–52(–55) μm , $\bar{x}$ =49,3 μm (n=30); Schließzellen (52–)53–62(–66) μm , $\bar{x}$ =57,6 μm (n=10).

Die Pflanzen von *C. pseudoregia* zeigen Ähnlichkeit mit *C. alpina*, zeichnen sich jedoch durch eine eigene Morphologie aus: Blätter meist aufrecht, zwei- bis fast dreifach gefiedert, Blattspitze oft etwas gestaucht; Fiedern meist relativ kurz und breit (ca. 1,1–2 mal länger als breit); Dunkelfärbung des Blattstiels meist nicht über das erste Fiederpaar hinaus reichend (bei *C. fragilis* 6x Dunkelfärbung des Blattstieles weit hinauf, meistens bis über das erste Fiederpaar reichend); letzte Fiederabschnitte oval bis länglich, meist breiter als 2 mm (bei *C. alpina* meist schmal länglich bis fast linealisch, selten oval, meist 1–2 mm breit); Adern meistens in die Spitze, teils aber auch in die Buchten der ausgerandeten Fiederabschnitte auslaufend (bei *C. alpina* Adern meist deutlich in Endbuchten auslaufend); Mittelwerte der Sporenlänge 48–60 μm (bei *C. alpina* 42–48 μm), bisher ermittelte Längen der Schließzellen 51–66 μm (bei *C. alpina* 46–52 μm) (zu Sporengrößen vgl. auch DOSTÁL & REICHSTEIN 1984, JEßEN 1991, 2023a, b, zu Minimum- und Maximumwerten der Sporen- und Schließzellenlängen PÉREZ CARRO & FERNÁNDEZ ARECES 2020 und PÉREZ CARRO & FERNÁNDEZ ARECES 2023).

Zwar wurde der Ploidiegrad von *C. pseudoregia* bei Elmau noch nicht durch zytologische oder durchflusszytometrische Untersuchung bestätigt, jedoch sprechen die Morphologie, die Sporenlänge und vor allem die Schließzellenlänge eindeutig für die Zugehörigkeit zur octoploiden *C. pseudoregia* (vgl. auch PÉREZ CARRO & FERNÁNDEZ ARECES 2020 & 2023).



Abb. 12: *Cystopteris pseudoregia* (S. Jeßen 2898): Deutschland, Bayern, Elmau bei Garmisch-Partenkirchen, Wettersteingebirge, 1870 m; leg. S. Jeßen & L. Lehmann 15.9.1997; Maßstab: 5 cm.

6. Schlussbemerkung

An Standorten, an denen mehrere *Cystopteris*-Arten gemeinsam vorkommen, können vereinzelt bis zerstreut Hybriden auftreten. Diese fallen meist durch große und regelmäßig gestaltete Blätter („Heterosiseffekt“) auf. Die Hybridnatur kann unter dem Mikroskop durch das Vorhandensein überwiegend fehlentwickelter (abortierter) Sporen erkannt werden. Eine Zuordnung der Elternschaft ist meistens nicht einfach, wenn mehr als zwei verschiedene Ausgangsarten vorhanden sind. Dazu bedarf es des genauen Studiums der am Standort auftretenden *Cystopteris*-Sippen. Dadurch, dass selbst die verschiedenen Arten z. T. nicht leicht zu unterscheiden sind, können Messungen der Sporenlängen oder/und Schließzellen,

in schwierigen Fällen durchflusszytometrische oder zytologische Untersuchungen zur Ermittlung des Ploidiegrades erforderlich sein.

Es sind weitere zytologische und genetische Untersuchungen zur Klärung der durch Allopolyploidie engen Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des *C.-fragilis*-Komplexes nötig. Zudem sollten die morphologischen Unterschiede der einzelnen Arten auf Basis sicher identifizierten Belegmaterials herausgearbeitet werden. So lässt sich z. B. die in den Hochgebirgen Europas offenbar recht weit verbreitete *C. pseudoregia* bei einiger Übung auch morphologisch unerwartet gut unterscheiden.

Noch zu wenig ist über die Verbreitung des hexaploiden Vertreters von *C. fragilis* bekannt. Beobachtungen in der Schweiz legen nahe, dass dieser ab der hochmontanen und beginnenden subalpinen Höhenstufe häufiger ist.

7. Danksagung

Lutz Lehmann (Walter-Meusel-Stiftung Chemnitz, Deutschland) danke ich für zahlreiche gemeinsame Exkursionen, das Sammeln von Herbar- und lebendem Material aus verschiedenen Ländern Europas und wesentliche Korrekturhinweise. RNDr. PhD. Libor Ekrt und Kateřina Vejvodová (Department of Botany, Faculty of Science, University of South Bohemia České Budějovice, Czech Republic) sei gedankt für zahlreiche durchflusszytometrische Untersuchungen, einen intensiven Fachaustausch sowie Literatur. PD Dr. Michael Kessler (Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik der Universität Zürich, Schweiz) danke ich für Fundhinweise zu Vertretern des *C.-fragilis*-Komplexes in der Schweiz, Literatur sowie Einblicke in neueste Resultate eines aktuellen DNA-Sequenzierungsprojektes. Dieder de Frens (Institut für Systematische und Evolutionäre Botanik der Universität Zürich), danke ich für die Übersendung eines Beleges sowie Daten zu einer weiteren heptaploiden *Cystopteris*-Hybride aus der Schweiz. Dariusz Tlalka (Kety, Polen) sei gedankt für eine lebende Pflanze von *C. fragilis* × *montana* aus Polen. Den beiden Gutachtern, Prof. Dr. H. Wilfried Bennert (Ennepetal, Deutschland) und Jens Freigang (Bergatreute, Deutschland) sei gedankt für wertvolle Korrekturen und Ergänzungen.

8. Literatur

- BAUR, B. 1995: Seltene Farn- und Schachtelhalm-Bastarde. *Cystopteris* × *christii* und *Equisetum* × *trachydodon*: zwei Neufunde für die Zentralschweiz. – Mitt. Naturforsch. Ges. Luzern 34: 129–138. – <http://doi.org/10.5169/seals-523635>
- BLASDELL, R. F. 1963: A monographic study of the fern genus *Cystopteris*. – Mem. Torrey Bot. Club 21(1).
- CAVE, M. S. 1964: Index to Plant Chromosome Numbers for 1963. – Berkeley: California Bot. Soc.
- CHRIST, H. 1900: Die Farnkräuter der Schweiz. – Bern: J. Wyss.
- COPELAND, E. B. 1929: The Oriental genera of *Polypodiaceae*. – Univ. Calif. Publ. Bot. 16: 45–128.
- DOSTÁL, J. & REICHSTEIN, T.: *Cystopteris*. – p. 192–201. In: KRAMER, K. U. (ed.), Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa 1(1), ed. 3. – Berlin & Hamburg: Parey.
- EKRT, L., KOŠNAR, J., ROTHFELS, C. J., HANUŠOVÁ, K., HORNYCH, O. & URFUS, T. 2022: Cytogenetic, geographical, spore type and plastid haplotype data reveal cryptic patterns of species diversity in the cosmopolitan *Cystopteris fragilis* complex (*Polypodiopsida*: *Cystopteridaceae*). – Bot. J. Linn. Soc. 199: 728–739. – <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab078>
- FRASER-JENKINS, C. R. & PARRIS, B. S. 2020: Pteridophytes of Turkey - A Revised Checklist and their Relationships to Europe and the West Himalaya. – Indian J. Forest. 43: 263–284. – <https://doi.org/10.54207/bsmps1000-2021-6YAJ92>
- GUREYEVA, I. I., ULKO, D. O., ROMANETS, R. S. & KUZNETSOV, A. A. 2020: Phylogeny of the North Asian *Cystopteridaceae* (*Polypodiopsida*) based on trnG-R intergenic spacer. – Ukrain. J. Ecol. 10: 177–183.
- HAHNE, [A. H.] 1904: Ueber Farnhybriden. – Allg. Bot. Z. Syst. 10: 102–108.
- HANUŠOVÁ, K., ČERTNER, M., URFUS, T., KOUTECKÝ, P., KOŠNAR, J., ROTHFELS, C. J., JAROLÍMOVÁ, V., PTÁČEK, J. & EKRT, L. 2019: Widespread co-occurrence of multiple ploidy levels in fragile ferns (*Cystopteris fragilis* complex; *Cystopteridaceae*) probably stems from similar ecology of cytotypes, their efficient dispersal and inter-ploidy hybridization. –

- Ann. Bot. (Oxford) 123: 845–855. – <https://doi.org/10.1093/aob/mcy219>
- HASSLER, M. 2025: World Ferns – A complete, synonymic checklist of the Ferns and Lycophytes of the World. Version 25.09 (Sept. 23rd, 2025) – <https://www.worldplants.de/world-ferns/ferns-and-lycophytes-list>. – aufgerufen am 8.1.2026
- HAUFLER, C. H. 1985: Pteridophyte evolutionary biology: the electrophoretic approach. – Proc. R. Soc. Edinburgh 86: 315–323.
- & WINDHAM, M. D. 1991: New species of North American *Cystopteris* and *Polypodium*, with comments on their reticulate relationships. – Am. Fern J. 81: 7–23.
- JEßEN, S. 1991: Neue Angaben zur Pteridophytenflora Osteuropas. – Farnblätter 23: 14–47.
- 2023a: Erstnachweise und Ergänzungen zur Farnflora des Tessins. – FernFolio 3: 34–41.
- 2023b: Erstnachweise und Ergänzungen zur Farnflora des Schweizer Kantons Tessin. – Kochia 16: 1–23. – <https://doi.org/10.21248/kochia.v16.163>
- LELLINGER, D. B. 1981: Notes on North American ferns. – Amer. Fern J. 71: 90–94. – <https://doi.org/10.2307/1546734>
- 1985: A field manual of the fern & fern-allies of the United States & Canada. – Washington, DC.: Smithsonian Institute.
- LINNÉ, C. 1753: Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitae ad genera relatas 2. – Holmiae: Lars Salvius.
- LÖVE, Á., LÖVE, D. & PICHI SERMOLLI, R. E. G. 1977: Cytotaxonomical atlas of the *Pteridophyta*. – Vaduz: J. Cramer.
- LUERSEN, C. 1889: Die Farnpflanzen oder Gefäßbündelkryptogamen (*Pteridophyta*). In: RABENHORST, L. (ed.), Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. – ed. 2, Vol. 3. – Leipzig: Eduard Kummer.
- MANTON, I. & REICHSTEIN, T. 1965: Die Chromosomenzahlen von *Cystopteris sudetica* A. BR. et MILDE von Berchtesgaden (Bayern) sowie von *Cystopteris dickleana* SIM s. l. vom Foostock (Kant. Glarus, Schweiz). – Bauhinia 2: 307–312, 331–333.
- MILDE, J. 1867: Filices Europae et Atlantidis, Asiae minoris et Sibiriae. – Lipsia: A. Felix.
- OBERMAYER, R., LEITCH, I. J., HANSON, L. & BENNETT, M. 2002: Nuclear DNA C-values in 30 Species Double the Familial Representation in Pteridophytes. – Ann. Bot. (Oxford) 90: 209–217. – <https://doi.org/10.1093/aob/mcf167>
- PÉREZ CARRO, F. J. & FERNÁNDEZ ARECES, M. P. 2020: Aportaciones al conocimiento del agregado *Cystopteris fragilis* en España. – Fl. Montiber. 77: 43–51.
- & — 2023: Nuevas aportaciones al conocimiento de algunas de las especies del género *Cystopteris*. – Fl. Montib. 87: 132–144.
- PRADA, C. & SALVO, A. E. 1985: Notas sobre *Cystopteris* BERNH. – Anales Jard. Bot. Madrid 41: 466.
- PRELLI, R. & BOUDRIE, M. 2021: Les fougères et plantes alliées pour la France. – Mèze: biotope.
- PTÁČEK, J., EKRT, L., HORNYCH, O. & URFUS, T. 2023: Interploidy gene flow via a 'pentaploid bridge' and ploidy reduction in *Cystopteris fragilis* fern complex (*Cystopteridaceae*: *Polypodiales*). – Pl. Reprod. 36: 321–331. – <https://doi.org/10.1007/s00497-023-00476-5>
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., DÍAZ, T. E., PRIETO, S. A. F., LOIDI, J. & PENAS, A. 1984: La vegetación de la alta montaña cantábrica – Los Picos de Europa. – León: Leonesas.
- ROTHFELS, C. J., JOHNSON, A. K., WINDHAM, M. D. & PRYER, K. M. 2014: Low-copy nuclear data confirm rampant allopolyploidy in the *Cystopteridaceae* (*Polypodiales*). – Taxon 63: 1026–1036. – <https://doi.org/10.12705/635.32>
- , WINDHAM, M. D. & PRYER, K. M. 2013: A plastid phylogeny of the cosmopolitan fern family *Cystopteridaceae* (*Polypodiopsida*). – Syst. Bot. 38: 295–306. – <https://doi.org/10.1600/036364413X666787>
- SHMAKOV, A. I., BATKIN, A. A. & VAGANOV, A. V. 2018: Synopsis of the genus *Cystopteris* BERNH. (*Cystopteridaceae*). – Ukrain. J. Ecol. 8(4): 290–297.
- TENNANT, D. J. 2018: The Present Status of *Cystopteris alpina* in the British Isles. – Pteridologist 7: 229–233.
- TLAŁKA, D. 2018: Paprotnica Christa *Cystopteris xchristii* – nowy takson we florze Pienińskiego Parku Narodowego i Polski. – Chronmy Przyr. Ojczysta 74: 474–476.
- VIDA, G. 1974: Genome analysis of the European *Cystopteris fragilis* complex. 1. Tetraploid taxa. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 20: 181–192.
- & MOHAY, J. 1980: Cytophytometric DNA studies in polyploid series of the fern genus *Cystopteris* BERNH. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 26: 455–461.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Kochia](#)

Jahr/Year: 2026

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Jeßen Stefan

Artikel/Article: [Neue Cystopteris-Hybriden aus der Schweiz und Erstnachweis von Cystopteris pseudoregia für Deutschland 85-100](#)