©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tuexenia 19: 219–239. Göttingen 1999.

Verbreitung, Ökologie, Vergesellschaftung und Morphologie von Cystopteris dickieana Sim (Woodsiaceae, Pteridophyta) in Deutschland

– Stefan Krause, H. Wilfried Bennert, Claudia Thiex –

Zusammenfassung

Zum *Cystopteris fragilis*-Komplex gehören in Mitteleuropa drei grobmorphologisch nur schwer unterscheidbare Arten (*Cystopteris alpina* [Lam.] Desv., *C. dickieana* R. Sim, *C. fragilis* [L.] Bernh.). Vor allem *C. dickieana* und *C. fragilis* sind sehr polymorph und lassen sich lediglich durch die Struktur des Perispors eindeutig voneinander abgrenzen. *C. dickieana* ist eine in Deutschland sehr seltene Art. Außer einem nur historisch belegten Fund aus der Umgebung von Berchtesgaden war sie bislang lediglich aus dem Südschwarzwald bekannt, konnte aktuell aber auch aus dem Nahegebiet nachgewiesen werden. Da die Art im Gelände nicht von *C. fragilis* unterschieden werden kann, ist sie möglicherweise häufiger als bisher bekannt. Die beiden aktuellen Vorkommen im Südschwarzwald und an der Nahe werden standortökologisch, populationsbiologisch und pflanzensoziologisch näher charakterisiert. Bei einer cytologischen Überprüfung erwies sich das Vorkommen im Südschwarzwald als tetraploid. Da die Pflanzen aller drei deutschen Herkünfte in ihrer Sporen- und Stomatalänge weitgehend übereinstimmen, kann vermutet werden, daß auch das (historische) bayerische und das rheinland-pfälzische Vorkommen den tetraploiden Cytotyp repräsentieren.

Abstract: Distribution, ecology, phytosociology and morphology of Cystopteris dickieana Sim (Woodsiaceae, Pteridophyta) in Germany

In central Europe, the *Cystopteris fragilis* complex comprises three species which are difficult to recognize by their overall morphology (*Cystopteris alpina* [Lam.] Desv., *C. dickieana* R. Sim, *C. fragilis* [L.] Bernh.). *C. dickieana* and *C. fragilis* are especially polymorphic and they can only be separated by using their perispore structure. In Germany, *C. dickieana* is a very rare species. It has been known based on a historical record in the vicinity of Berchtesgaden and much later from an extant population in the southern Black Forest; recently it was also found the Nahe valley. As it is impossible to discriminate *C. dickieana* und *C. fragilis* in the field, *C. dickieana* might possibly be more frequent than is presently known. The existing colonies in the southern Black Forest and in the Nahe valley were characterized by investigating ecological, population–biological and phytosociological parameters. During cytological examination plants from the southern Black Forest turned out to be tetraploid. As plants from all three German locations agree with respect to their spore and stomate length, it might be suspected that the plants from Bavaria and Rhineland-Palatinate also represent the tetraploid cytotype.

Keywords: *Cystopteris fragilis*-complex, *Cystopteris dickieana,* distribution, ecology, phytosociology.

1. Einleitung

Die Gattung *Cystopteris* umfaßt weltweit etwa 12 bis 20 verschiedene Arten (KRAMER & GREEN 1990, HAUFLER et al. 1993), von denen in Europa sechs vertreten sind (JERMY 1993). Drei davon (*Cystopteris alpina* [Lam.] Desv., *C. dickieana* R. Sim, *C. fragilis* [L.] Bernh.) bilden einen polymorphen Komplex mit unterschiedlichen Cytotypen, bei dem sich die Abgrenzung auf Artniveau schwierig gestaltet (KRAUSE 1998).

Cystopteris fragilis (Zerbrechlicher Blasenfarn) ist in Deutschland weit verbreitet und eine charakteristische Pflanze schattiger, feuchter Felsen und Mauern mit einer recht breiten Höhenamplitude, die vom Flachland bis zur alpinen Stufe reicht. Weitgehend auf die Hochlagen der Kalkalpen beschränkt ist *Cystopteris alpina* (Alpen-Blasenfarn), eine mit *C. fragilis*

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

eng verwandte Sippe, die auch an ökologisch ähnlichen Standorten anzutreffen ist. Der dritte Vertreter aus diesem Verwandtschaftskreis, *Cystopteris dickieana* (Runzelsporiger Blasenfarn), ist sehr viel seltener. Aus Deutschland war der Farn lange Zeit nur als Herbarbeleg aus den bayerischen Alpen bekannt (DAMBOLDT 1963). Erst 1988 gelang im Schwarzwald der Nachweis eines kleinen Bestandes dieser Art (PHILIPPI 1993). Im August 1996 entdeckten zwei der Autoren (S.K. und C.T.) aufgrund von Hinweisen im Rheinischen Herbar (BONN) im Nahegebiet eine größere Population von *Cystopteris dickieana.* Vieles spricht dafür, daß es sich bei *Cystopteris dickieana* um ein sehr seltenes, aber durchaus fest etabliertes Mitglied der heimischen Flora handelt, das sowohl pflanzengeographisch als auch evolutionsbiologisch von Interesse ist.

2. Material und Methoden

2.1 Populationsbiologische, standortökologische und pflanzensoziologische Untersuchungen

Für die Erfassung populationsbiologischer und standortökologischer Parameter wurde ein auf die Besonderheiten von Farnpflanzen abgestimmter Erhebungsbogen verwendet, der bereits bei einer bundesweiten Kartierung gefährdeter und seltener Pteridophyten-Arten zum Einsatz gelangte (vgl. SCHIEMIONEK & BENNERT 1996, BENNERT 1999). Folgende populationsbiologischen Größen wurden ermittelt:

- Zahl der Stöcke
- besiedelte Fläche (Umrißfläche nach ZAHLHEIMER 1985)
- Vitalität: Bonitierung in 4 Klassen (I bis IV, Pflanzen von überdurchschnittlicher, durchschnittlicher, unterdurchschnittlicher Größe, Pflanzen sehr klein oder kümmernd)
- Fertilität: Anteil fertiler Pflanzen der Population in 5 Klassen (0 bis 4, entsprechend 0 %, >0–25 %, >25–50 %, >50–75 %, >75 %).
- Ausmaß der Naturverjüngung in 3 Klassen (abgeschätzt als: –, +, ++)

Die beiden aktuell vorhandenen Populationen im Schwarzwald und an der Nahe bestehen aus zwei bzw. drei Teilpopulationen (vgl. Abschnitt 4.1). Der relative Lichtgenuß wurde mit Hilfe eines Luxmeters (Fa. Gossen) in drei dieser insgesamt fünf Teilpopulationen ermittelt. An allen fünf Wuchsorten wurden Mischproben von Bodenmaterial für Laboranalysen entnommen. Vegetationsaufnahmen wurden mittels der Schätzskala von LONDO (1976) in vier Teilpopulationen erstellt.

2.2 Bodenuntersuchungen

Die Anteile von Ton, Schluff und Sand des Feinbodens wurden mittels der Pipettmethode nach Köhn & Köttgen (KRETZSCHMAR 1989) ermittelt. Die Bodenart ergibt sich aus dem Dreieckskoordinatensystem nach DIN 4220. Die Messung des pH-Wertes erfolgte in einer Salzlösung (0,01 M $CaCl_2$; Verhältnis Boden zu Lösung = 1 2,5) mit einer Glaselektrode. Die Kalk- bzw. Karbonatbestimmung wurde mit dem Apparat nach Scheibler-Finkener durchgeführt (KRETZSCHMAR 1989). Die Gehalte an Kohlenstoff und Stickstoff sowie das C/N-Verhältnis wurden mit einem C-N-Elementaranalysator (Fa. Elementar) ermittelt. Der Gehalt an pflanzenverfügbarem Phosphor wurde als PO_4-P durch CAL-Extraktion nach SCHÜLLER (1969) und anschließende photometrische Bestimmung nach der Molybdänblau-Methode von MURPHY & RILEY (1962) gemessen. Ebenfalls im CAL-Extrakt erfolgte die flammenphotometrische Messung des austauschbaren Kaliums.

2.3 Morphologische und cytologische Untersuchungen

In vier der fünf Teilpopulationen wurden Wedel für makro- und mikromorphologische Untersuchungen herbarisiert (Tab. 1). Folgende Parameter und Merkmalszustände wurden ermittelt (z.T. mit Hilfe eines Binokulars):

- Länge der Spreite (LS)
- Breite der Spreite (BS)
- Breite des untersten Fiederpaares (BF)
- Grad der Fiederung (doppelt oder dreifach)

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

- Fiedern überlappend, sich berührend oder getrennt
- Fiederchen letzter Ordnung überlappend, sich berührend oder getrennt
- Form der Fiederchen letzter Ordnung
- Art der Zähnung (spitz, stumpf, abgerundet) der Fiederchen letzter Ordnung
- Auftreten oder Fehlen von Buchten an den Abschnitten letzter Ordnung
- Blattnerven in Zähnen oder Buchten auslaufend

Numerische Daten sind als arithmetrische Mittelwerte mit Standardabweichung wiedergegeben. Parameter, die lediglich als Merkmalsausprägungen erfaßt wurden, werden beschreibend dargestellt. Aus den Parametern LS, BS und BF wurden Verhältniszahlen berechnet, die i.d.R. aussagekräftiger sind als absolute Werte.

Zur Bestimmung der Exosporlängen wurden in Corbit-Balsam eingebettete Sporen gemessen (n = 20). Um die Länge der Schließzellen (Stomatalänge) zu ermitteln, wurden Wedelstücke in Leitungswasser so lange aufgekocht (je nach Material 2–5 Minuten), bis sie beim Abkühlen nach unten sanken. Die Messung erfolgte bei 400facher Vergrößerung mit einem geeichten Meßokular in wässrigem Medium.

An dem Wuchsort an der Nahe wurden am 20.10.1996 drei lebende Pflanze entnommen und in Bochum (SP 58/96) und Bonn (SK–C6 und SK–C7) weiterkultiviert. Aus Keimversuchen mit Sporen aus dem Schwarzwald (s. Abschnitt 4.6) ging eine größere Zahl von Sporophyten hervor, die in Bochum kultiviert werden und für weitere Arbeiten zur Verfügung standen.

Für cytologische Untersuchungen wurden Fiedern mit unreifen Sporangien in einem frisch angesetzten Gemisch aus Eisessig und absolutem Alkohol (1:3) im Gelände bzw. im Gewächshaus in Bochum fixiert. Präparation (nach der Methode von MANTON 1950), Chromosomenzählung und fotographische Dokumentation erfolgten durch Frau Dipl.-Biol. H. Rasbach, Glottertal. Zu Vergleichszwecken wurden eine aus Frankreich stammende Pflanze von *C. dickieana* cytologisch und morphologisch sowie Wedel einer Pflanze, die aus einer Sporennachzucht von Pflanzen von der Typuslokalität (bei Aberdeen) von *C. dickieana* stammt, mit untersucht (Tab. 1).

Tab. 1: Herkunft des untersuchten Pflanzenmaterials.

Sammelnummer oder -datum	Herkunft	Art der Untersuchung
Ras-661	Schwarzwald (Teilpopulation 2)	Cytologie
16.7.1992 (Sporen)	Schwarzwald (Teilpopulation 1)	Sporenkeimung
EA6/92.T1	Schwarzwald (Nachzucht aus Sporen von Teilpopulation 1)	Morphologie
EA6/92.T2	Schwarzwald (Nachzucht aus Sporen von Teilpopulation 1)	Morphologie
SK 1996-74	Schwarzwald (Teilpopulation 2)	Morphologie
WB 117/96	Schwarzwald (Teilpopulation 2)	Morphologie
SP 58/96	Nahe (Teilpopulation 1)	Morphologie
SK 1996-72, Wedel 2, 3 und 5	Nahe (Teilpopulation 1)	Morphologie
SK 1996-73, Wedel 1-5	Nahe (Teilpopulation 1)	Morphologie
SK 1996-71, Wedel 2,3,5 und 7	Nahe (Teilpopulation 2)	Morphologie
SK-C8	Nahe (Teilpopulation 3)	Morphologie
o. Nr., Wedel 1-5	Berchtesgaden, Bayerisches Staatsherbar München	Morphologie
SP 88/93	Chaudes-Aigues, Frankreich	Cytologie, Morphologie
WB 6.6.94	Schottland	Morphologie

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

2.4 Untersuchungen zur Sporenkeimung

In der größeren Teilpopulation im Schwarzwald wurden im Juli 1992 frische Sporen für Keimungsexperimente gesammelt. Die Aussaat erfolgte auf Benecke-Agar mit Zusatz von Spurenelementen (DYER 1979, ESSER 1992) in Petrischalen, deren Böden mit einem eingravierten Raster versehen waren, um das Auszählen gekeimter Sporen zu erleichtern. Die Aussaaten wurden bei fünf verschiedenen Temperaturstufen (12, 16, 20, 24 und 28 °C) kultiviert, um den Einfluß der Temperatur auf Keimungsgeschwindigkeit und Keimrate dokumentieren zu können. Beleuchtet wurden die Kulturen mit Leuchtröhren (Osram Fluora-Pflanzenlicht-Lampen 15 W/77; Photonenflußdichte 40–60 mE m^{-2} s^{-1}) bei einer täglichen Hellphase von 12 Stunden. Weitere methodische Einzelheiten sind bei BENNERT & DANZEBRINK (1996) dargestellt.

3. Der Cystopteris fragilis-Komplex

3.1 Morphologie, Cytologie und Verwandtschaftsverhältnisse

Etwa 1840 wurde in einer Höhle südlich von Aberdeen (Schottland) ein Blasenfarn gefunden, der sich durch seine auffällige Wedelmorphologie (stark überlappende, großflächige Fiedern und Fiederchen) sowie durch ein gefaltetes (rugoses) Perispor von *Cystopteris fragilis* und *C. alpina* unterschied, die beide ein stacheliges (echinates) Perispor besitzen. Die neue Sippe wurde als *Cystopteris dickieana* beschrieben und in der Folgezeit in Großbritannien nicht selten als Zierpflanze kultiviert (MARREN 1983). Abbildungen von Exemplaren, die von der Typuslokalität stammen, finden sich u.a. bei PAGE (1988, 1997), JERMY & CAMUS (1991) sowie ØLLGAARD & TIND (1993).

Ende des letzten Jahrhunderts wurden bei Kongsvoll im Dovrefjell (Norwegen) erneut Pflanzen mit rugosen Sporen entdeckt. Im Gegensatz zu den schottischen Pflanzen unterschieden sie sich grobmorphologisch aber nicht deutlich von *Cystopteris fragilis.* Sie wurden als *Cystopteris baenitzii* Doerfler beschrieben (Abbildung des Typus bei ØLLGAARD & TIND 1993). In neuerer Zeit wird *Cystopteris baenitzii* durchweg als Synonym zu *Cystopteris dickieana* aufgefaßt, vor allem wegen der gleichen Perisporstruktur, aber auch wegen der übereinstimmenden Chromosomenzahl von $2n = 168$ (vgl. MANTON 1950). Allerdings wurde bereits vor Jahrzehnten in der Schweiz eine hexaploide Sippe mit rugosen Sporen entdeckt (MANTON & REICHSTEIN 1965). Da diese Pflanzen (Abbildung in OBERHOLZER et al. 1962) außer ihrer abweichenden Cytologie keine weiteren Besonderheiten zeigten, wurden sie ebenfalls zu *Cystopteris dickieana* gerechnet. Noch komplexer wird der Formenkreis dadurch, daß auch Pflanzen mit glatten Sporen existieren, die vermutlich von JERMY & HARPER (1971) erstmals dokumentiert wurden. Auch sie werden zu *Cystopteris dickieana* gestellt. Die genannten Autoren und später auch PEARMAN (1976) konnten zeigen, daß das Perispor sowohl der rugosen als auch das der glatten Sporen mit winzigen, nur im Rasterelektronenmikroskop deutlich sichtbaren feinsten Körnern (Granulae) bedeckt ist. Diese Mikrostrukturen sind demnach also das eigentliche Unterscheidungsmerkmal zwischen *Cystopteris dickieana* (mit granulos-rugosem oder granulosglattem Perispor) und *Cystopteris fragilis* (mit echinatem, niemals granulosem Perispor)[1]

Durch cytologische Untersuchungen und Kreuzungsexperimente von VIDA (1972, 1974) sowie VIDA & MOHAY (1980) konnten die Verwandtschaftsverhältnisse innerhalb des europäischen *Cystopteris fragilis*-Komplexes ansatzweise aufgeklärt werden. Dieser besteht demnach aus mindestens sechs fertilen, reproduktiv voneinander isolierten Sippen (Tab. 2). Vermutlich sind bereits die diploiden Ausgangssippen miteinander verwandt und ihre Genome teilweise homolog (VIDA 1974). Da diploide Vorfahren zumindest in Europa bis-

---

[1] Rasterelektronenmikroskopische Fotos der beiden Sporentypen finden sich u.a. bei JERMY & HARPER (1971), NARDI (1974), PEARMAN (1976), DA LUZ DA ROCHA AFONSO (1982), ELVEN (1984) und BRECKLE (1987).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 2: Der *Cystopteris fragilis*-Komplex in Europa: Cytotypen und ausgewählte morphologische Merkmale: Angaben über die Genomzusammensetzung der einzelnen Sippen nach VIDA (1974).

tetraploide Cytotypen (4n)	hexaploide Cytotypen (6n)	oktoploide Cytotypen (8n)	Perisporstruktur	Fiederchen	Adern enden in
	Cystopteris alpina XXYYRR		echinat	fächerförmig	Buchten
Cystopteris fragilis XXYY	Cystopteris fragilis XXYYPP	Cystopteris fragilis ????????	echinat	zugespitzt oder eiförmig	Spitzen
Cystopteris dickieana YYZZ	Cystopteris dickieana YYZZQQ		runzlig-granulös oder glatt-granulös	zugespitzt oder eiförmig	Spitzen oder Buchten

her nicht gefunden werden konnten, ist eine weitergehende Aufklärung der Verwandtschaftsverhältnisse bislang nicht möglich gewesen. Immerhin ergaben sich Hinweise, daß die beiden zusätzlichen Chromosomensätze des hexaploiden Cytotyps von *Cystopteris fragilis* von der diploiden nordamerikanischen *Cystopteris protrusa* (Weatherby) Blasdell stammen könnten.

Neuerdings konnte eine weitere diploide Art, nämlich *Cystopteris reevesiana* Lellinger, als einer der beiden Vorfahren der tetraploiden nordamerikanischen *Cystopteris fragilis* identifiziert werden (HAUFLER & WINDHAM 1991). Damit ist aber keineswegs geklärt, ob diese Sippe auch an der Bildung der tetraploiden europäischen *Cystopteris fragilis* beteiligt war. Der zweite diploide Vorfahre von tetraploider *Cystopteris fragilis* konnte bisher auch in Nordamerika nicht gefunden werden, hat allerdings bereits einen hypothetischen Namen, „*Cystopteris hemifragilis*", erhalten (HAUFLER et al. 1993).

3.2 Gliederungskonzepte

Wie läßt sich nun dieser in seiner Abstammung erst unvollständig aufgeklärte Sippenkomplex befriedigend gliedern? *Cystopteris alpina* ist zumeist morphologisch hinreichend gut charakterisiert und besitzt eine recht enge ökologische Amplitude (ausschließlich auf karbonathaltigem Gestein, arktisch-alpines Areal). Die übrigen fünf in Tab. 2 dargestellten Sippen unterscheiden sich vor allem in der Perisporstruktur. Pflanzen mit echinaten Sporen sind nicht nur in Europa weit verbreitet. Dagegen bleiben solche mit granulosen Sporen weitgehend auf die boreale und arktische Zone sowie auf die Hochgebirge beschränkt (HULTÉN & FRIES 1986), wo sie viel weiter nach Norden (LARSEN 1952, RÖNNING 1979) und in höhere Lagen (BRECKLE 1987) vordringen als die stachelsporigen Vertreter. Einen zweiten Verbreitungsschwerpunkt besitzen sie im westmediterranen Raum (NARDI 1974, DA LUZ DA ROCHA AFONSO 1982). Die von den echinaten Formen abweichende Verbreitung ist nach derzeitigem Kenntnisstand das einzige mit dem granulosen Sporentyp fest korrelierte Charakteristikum. Morphologisch unterscheiden sich die runzelsporigen Pflanzen offensichtlich nur in Ausnahmefällen deutlich von den stachelsporigen.

Eine sichere Unterscheidung der verschiedenen Ploidiestufen bei Pflanzen, die dem gleichen Sporentyp angehören, ist nur durch cytologische Kontrolle möglich (vgl. VIDA 1974, DOSTAL & REICHSTEIN 1984). Aus praktischen Gründen ist es daher sinnvoll, alle stachelsporigen Formen mit Ausnahme von *Cystopteris alpina* und alle Formen mit granulosen Sporen zu jeweils einer Art (*Cystopteris fragilis* bzw. *Cystopteris dickieana*) zusammenzufassen. Dieses Konzept steht in Einklang mit den Experimenten von VIDA (1974), der erfolgreich eine tetraploide *Cystopteris dickieana*-Pflanze von der schottischen Typuslokalität mit

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

einer ebenfalls tetraploiden Pflanze von *Cystopteris fragilis* aus Osteuropa kreuzte und eine sterile Hybride mit abortierten Sporen erhielt[2]. Die Ergebnisse von PEARMAN (1976) deuten auf einen hohen taxonomischen Wert der Perisporstruktur innerhalb der Gattung *Cystopteris* hin, was ebenfalls für den Artrang von *Cystopteris dickieana* spricht. Dieses in Tab. 2 wiedergegebene Gliederungskonzept wurde auch bei der Bearbeitung der Gattung *Cystopteris* in der Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands zugrunde gelegt (KRAUSE 1998). Es gibt den derzeitigen Kenntnisstand befriedigend wieder, erscheint praktikabel und entspricht einer Reihe einschlägiger (mittel-)europäischer Florenwerke. Gelegentlich werden *Cystopteris alpina* und/oder *Cystopteris dickieana* aber auch als Unterarten von *Cystopteris fragilis* s. lat. bewertet (z.B. ELVEN 1984).

Ein etwas abweichendes Konzept vertritt PRADA (1986). Sie trennt zwar *Cystopteris dickieana* und *C. fragilis* auf Artniveau, faßt aber *C. alpina* als Unterart von *C. fragilis* auf. Daneben wird noch eine stark bedrüste Form von *Cystopteris fragilis* als ssp. *huteri* (Hausm. ex Milde) Prada & Salvo unterschieden. NARDI (1974) plädiert dafür, *Cystopteris dickieana* wieder in die zwei ursprünglich beschriebenen Arten aufzutrennen, nämlich *Cystopteris dickieana* s. str. und *Cystopteris baenitzii.* Er begründet dies damit, daß die morphologischen Unterschiede zwischen beiden Typen mit der weiter oben geschilderten Arealdisjunktion korreliert seien. Demnach wäre *Cystopteris dickieana* s. str. westmediterran, *C. baenitzii* hingegen arktisch-alpin verbreitet.

Eine Reihe nordamerikanischer Autoren messen den granulosen Formen keinerlei taxonomische Bedeutung zu oder zweifeln diese zumindest stark an (z.B. BLASDELL 1963, HAUFLER & WINDHAM 1991, HAUFLER et al. 1993, PARKS 1995). Sie begründen dies v.a. mit dem Auftreten von Pflanzen, die Sporen mit intermediärer Mikromorphologie produzieren. Zumindest in Europa gibt es für die Existenz solcher „Übergangsformen" aber keine eindeutigen Beweise, sondern lediglich einen Hinweis von BERG (1992). Er fand in einigen Mischpopulationen von *Cystopteris fragilis* und *C. dickieana* neben Pflanzen mit abortierten Sporen auch solche mit „intermediärer" Sporenmikromorphologie. Da von BERG (1992) keine Sporen abgebildet wurden, bleibt unklar, ob solche Pflanzen in der Tat einheitlich intermediär gestaltete Sporen ausbilden, ob solche Sporen nur gelegentlich (Diplosporen?) auftreten oder ob es sich lediglich um echinate Sporen mit kurzen Stacheln handelt.

3.3 Allgemeine Verbreitung von Cystopteris dickieana

Cystopteris dickieana ist in der borealen und arktischen Zome circumpolar verbreitet (LARSEN 1952, WIGGINS 1954, LÖVE & FREEDMAN 1956, GJÆREVOLL 1958, RÖNNING 1979, ELVEN 1984, HULTÉN & FRIES 1986, BERG 1992, TENNANT 1996). In den Hochgebirgen des westlichen Nordamerika reicht die Art bis in die meridionale Zone (ALSTON 1951, vgl. auch HAGENAH 1961). Kleinere Teilareale umfassen den Himalaya und Hindukush (BIR & TREKHA 1974, BRECKLE 1987), den Kaukasus (HÖRANDL 1989), die Gebirge der Nordtürkei und Nordgriechenlands (MILDE 1867, GREUTER et al. 1984, DIEKJOBST 1989), Algerien (MILDE 1867), die Alpen (u.a. DAMBOLDT 1963, DIEKJOBST 1989, HÖRANDL 1989, NARDI 1974, WELTEN & SUTTER 1982), den Apennin (NARDI 1974) und die Pyrenäen (HULTÉN & FRIES 1986, PRADA 1986). Hinzu kommen eine Reihe von Vorkommen in z.T. geringer Höhenlage im westmediterranen Raum, namentlich in Korsika (PRELLI & BOUDRIE 1992), Sardinien und Sizilien (ARRIGONI 1969, PROFUMO 1965, NARDI 1974) und auf der Iberischen Halbinsel (DA LUZ DA ROCHA AFONSO 1982, PRADA 1986). Als Außenposten kön-

[2] Hybriden zwischen *Cystopteris dickieana* und *Cystopteris fragilis* wurden auch in der Natur mehrfach gefunden (ELVEN 1984, PRADA & SALVO 1984, BERG 1992), jedoch u.W. bisher nicht cytologisch untersucht.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

nen die Vorkommen in Frankreich (Massif Central; PRELLI & BOUDRIE 1992) und am locus classicus in Schottland gewertet werden. Schließlich werden Pflanzen mit granulosen Sporen auch für Mexico, Kolumbien, Bolivien (ALSTON 1951) und Costa Rica (PEARMAN 1976) angegeben. Insgesamt läßt sich das Areal von *Cystopteris dickieana* also als meridional-(subkontinental-)alpin-arktisch beschreiben, mit Außenposten im subtropischen und tropischen Lateinamerika.

Über die Verbreitung der Cytotypen von *Cystopteris dickieana* ist wenig bekannt. In Amerika (inkl. Grönland) kommen tetraploide und hexaploide Pflanzen vor (HAGENAH 1961; VIDA & MOHAY 1980; HAUFLER et al. 1993). In Europa (Schottland, Norwegen) wurde zunächst der tetraploide Cytotyp durch Chromosomenzählungen nachgewiesen (MANTON 1950). Später fanden MANTON & REICHSTEIN (1965) in der Schweiz hexaploide Pflanzen. Sporenmessungen, u.a. von DAMBOLDT (1963) und DIEKJOBST (1989), deuten darauf hin, daß die höhere Ploidiestufe auch andernorts vorkommen könnte. Angaben, hexaploide *Cystopteris dickieana* trete in Skandinavien auf (DOSTAL & REICHSTEIN 1984, ØLLGAARD & TIND 1993), sind vermutlich nicht cytologisch abgesichert. BERG (1992) gibt für Norwegen nur den tetraploiden Cytotyp an.

4. Ergebnisse

4.1 Verbreitung in Deutschland

Der Erstnachweis für Deutschland stammt von DAMBOLDT (1963), der bei der Durchsicht des Bayerischen Staatsherbars drei Belege von *Cystopteris dickieana* aus dem Alpenraum entdeckte, darunter auch einen aus Deutschland („Oberbayern, Vorderbrand bei Berchtesgaden [22.6.1925 leg.: G. Hegi]", Abb. 1). Das Vorkommen (TK 8444; Naturraum Berchtesgadener Alpen) konnte im Gelände nie bestätigt werden.

Lebend wurde die Art in Deutschland erst Jahrzehnte später gefunden, nämlich im Südschwarzwald, wo die Pflanze im Herbst 1988 von K.H. Harms in drei Stöcken im Schwarzatal unterhalb der Einmündung des Föhrenbaches (8215/3, ca. 520 m) nachgewiesen werden konnte (vgl. SEBALD et al. 1993). Bei populationsbiologischen Erhebungen (vgl. SCHIEMIONEK & BENNERT 1996) wurden nur etwa 150 m entfernt weitere 10 Stöcke entdeckt. Naturräumlich liegt das Vorkommen im Übergang vom Hochschwarzwald zum Alb-Wutach-Gebiet.

Der dritte Nachweis des Runzelsporigen Blasenfarns in Deutschland gelang ebenfalls bei einer Herbardurchsicht (Rheinisches Herbar BONN; insgesamt 76 Wedel von *Cystopteris dickieana*). Eine gezielte Nachsuche durch zwei der Autoren (C.T. und S.K.) erbrachte die erhoffte Bestätigung im Gelände, immerhin rund 90 Jahre nach der letzten im Rheinischen Herbar hinterlegten Aufsammlung. Das Vorkommen mit fast 300 Pflanzen, die sich auf drei eng benachbarte Teilpopulationen verteilen, befindet sich in einem schmalen Bachtal im Einzugsbereich der Nahe (TK 6210; Naturraum Oberes Nahe-Bergland).

4.2 Charakterisierung der Standorte

4.2.1 Klima

Alle drei deutschen Wuchsorte von *Cystopteris dickieana* liegen im Bereich eines feuchtgemäßigten Klimas, das im einzelnen allerdings recht unterschiedlich ausgeprägt ist. Die jährlichen Niederschläge erreichen in den Berchtesgadener Alpen im langjährigen Mittel etwas mehr als 2.000 mm (BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND 1996), im Schwarzatal 1.100-1.200 mm (DEUTSCHER WETTERDIENST 1953), während sie im Nahegebiet lediglich 650-700 mm betragen (DEUTSCHER WETTERDIENST 1957). Mit einer mittleren Temperaturdifferenz von 17–18 °C zwischen dem kältesten (Januar) und dem wärmsten Monat (Juli) ist das Temperaturklima der drei Gebiete ausgeglichener. Entsprechend der Höhenlage fallen die mittleren Jahrestemperaturen im Raum Berchtesgaden

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 1: Historischer Herbarbeleg von *Cystopteris dickieana* aus der Umgebung von Berchtesgaden. Die Pflanzen wurden 1925 von G. Hegi als *Cystopteris fragilis* gesammelt und erst 1963 bei einer Revision durch J. Damboldt als *C. dickieana* erkannt.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Abb. 2: Herbarbelege von *Cystopteris dickieana* aus dem Schwarzwald (rechts) und aus dem Nahetal (links).

(> 500 m NN) und im Schwarzwald (520 m NN) mit 6–7 °C etwas niedriger aus als im Nahegebiet (220 m NN), wo sie 7–8 °C betragen. Folglich ist die Zahl der Tage mit Schneebedeckung an der Nahe deutlich geringer als im Schwarzwald (ca. 40 Tage gegenüber ca. 80 Tagen).

4.2.2 Lichtverhältnisse

Einer der beiden Wuchsorte im Schwarzwald (Felswand) liegt mit einem relativen Lichtgenuß von 2 % im vollen Schatten (Tab. 3). Nur wenig mehr Licht erhält der Farn im Nahegebiet, wo der Lichtgenuß der einzelnen Teilpopulationen 7–9 % erreicht. *Cystopteris dickieana* kann also als Schattenpflanze bewertet werden (vgl. auch PAGE 1997).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 3: Populationsbiologische und standortökologische Daten.

	Schwarzwald		Nahetal		
	Teilpopulation 1	Teilpopulation 2	Teilpopulation 1	Teilpopulation 2	Teilpopulation 3
Populationsbiologische Daten					
Individuenzahl	10	3	>130	ca. 20	>136
besiedelte Fläche (m^2):		0,6	5	1,6	10
Vitalität	II	II	II	II	II
Fertilität (%)	>75	>50	>75	>75	>75
Naturverjüngung:	+		+	+	+
Klima					
mittlere jährl. Niederschläge (mm)	ca. 1150			ca. 675	
mittlere Jahrestemperatur (°C)	ca. 6,5			ca. 7,5	
relativer Lichtgenuß (%)	2			7	9
Geomorphologische Daten					
Meereshöhe (m NN)	540	520	220	220	220
Exposition	SW	SW	NNE	NNE	NNE
Inklination (°)	90	30	65	90	90
Bodenkundliche Daten					
Ausgangsgestein	Gneis		Rotliegendes		
Bodentyp	Ranker	Syrosem-Ranker	Syrosem-Ranker		
Bodenart			sandiger Ton		sandiger Ton
Anteil Sand (%)			42		37
Anteil Schluff (%)			18		17
Anteil Ton (%)			40		46
pH Wert	5,3	4,1	6,4	6,4	6,0
Karbonatgehalt (%)	0,0	0,0	0,2	<0,1	0,0
Gehalt an organischem Material (%)		9,5	8,9	11,7	25,5
C/N-Verhältnis		15	10	9	10
Gehalt an Phosphor (mg/100g):		4,2	3,6		5,1
Gehalt an Kalium (mg/100g)	-	11,7	16,4	-	16,5

4.2.3 Geologie und Boden

Hinsichtlich des geologischen Untergrundes unterscheiden sich die Wuchsorte recht deutlich. In den Berchtesgadener Alpen stehen triassische Kalke an. Die Konglomerate des Oberrotliegenden (Perm) an der Nahe bestehen aus quarzitischen Geröllen, die in eine karbonathaltige Matrix eingebettet sind. Dagegen handelt es sich bei den metamorphen Gneisen im Schwarzatal um sauer verwitterndes Silikatgestein.

Im Nahegebiet läßt sich das Substrat als mehr oder weniger stark humoser sandiger Ton mit sehr guter Stickstoff- sowie mittelmäßiger bis guter Phosphor- und Kaliumversorgung charakterisieren (Tab. 3). Der pH-Wert des allenfalls Spuren von Karbonat enthaltenden Bodens liegt bei 6,0 bzw. 6,4 (Silikat- bzw. Karbonat-Pufferbereich nach ULRICH et al. 1984). Die lockere Lagerung des wenig konsolidierten Substrates und die nordseitige Lage in einem engen Schluchttälchen schaffen sickerfeuchte, gut durchlüftete Bodenbedingungen, unter denen die Mineralisierung des organischen Materials gefördert ist. Bodentypologisch handelt es sich um einen Syrosem-Ranker, in dem Verwitterungsprozesse einen ständigen

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Nachschub der essentiellen Kationen Ca, Mg und K gewährleisten. Auf eine gute Basen- und Nährstoffversorgung weist auch die anspruchsvolle Begleitflora hin (vgl. Kapitel 4.4).

Der pH-Wert liegt im Schwarzwald (Blockhalde) mit 4,1 deutlich niedriger und bereits im Aluminium-Pufferbereich (ULRICH et al. 1984). Es ist es daher nicht verwunderlich, daß das Kaliumangebot geringer und das C/N-Verhältnis weiter ist als am Nahestandort (Tab. 3). Insgesamt ist die Nährstoff- und Basenversorgung aber noch günstig, wobei auch hier von einer permanten Freisetzung von Kationen aus dem anstehenden Gestein auszugehen ist, zumindest in dem tiefer gelegenen, gut durchfeuchteten Wurzelraum. In der Begleitflora treten neben feuchteliebenden Nährstoff- und Basenzeigern auch einige anspruchslosere, acido- und xerotolerante Vertreter auf (vgl. Kapitel 4.4).

4.3 Populationsbiologie

Alle fünf Teilpopulationen (zwei davon im Schwarzwald und drei im Nahetal) weisen eine hohe Vitalität und Fertilität auf (Tab. 3). Abgesehen von der sehr kleinen Teilpopulation 2 im Schwarzwald wurden überall Jungpflanzen beobachtet. Die beiden Vorkommen unterscheiden sich vor allem in der Populationsgröße. Lediglich 13 Pflanzen im Schwarzwald stehen fast 300 Stöcke im Nahegebiet gegenüber. Dennoch ist auch an der Nahe die besiedelte Fläche mit insgesamt weniger als 20 m^2 sehr klein. Dem entspricht eine hohe Wuchsdichte der Stöcke, so daß *Cystopteris dickieana* in der Felsvegetation an allen drei Teilpopulationen an der Nahe dominiert.

4.4 Vergesellschaftung

Teilpopulation 2 im Schwarzwald wächst auf einer offenen Blockschutthalde. Begleitpflanzen[3] wie *Geranium robertianum, Impatiens noli-tangere* und *Glechoma hederacea* weisen auf feuchte, nährstoffreiche Bedingungen hin (Tab. 4, Nr. 4). Die Artenkombination erlaubt eine Einordnung des Bestandes in das *Alliarion*. Gesellschaften dieses Verbandes finden sich auch andernorts auf nährstoffreicheren Schutthalden, so z.B. in der Rhön (BOHN & LOHMEYER 1990) oder in der Eifel (eigene Beobachtungen von S.K.). Auffällig ist das Nebeneinander von feuchte- und nährstoffliebenden Pflanzen (*Impatiens noli-tangere, Dryopteris filix-mas*) und von säure- und austrocknungstoleranten Arten (*Sedum reflexum, Racomitrium lanuginosum*), was auf die Besonderheit des Standortes zurückzuführen ist (vgl. Abschnitt 4.2.3).

Alle drei Teilpopulationen des Nahe-Vorkommens wachsen an einer Felswand, die sich unmittelbar über einem schmalen Bachlauf erhebt. In der Bachaue und am Fuß der Felsen stockt ein Laubmischwald mit *Acer pseudoplatanus, Alnus glutinosa, Carpinus betulus* und *Fraxinus excelsior,* der die Farnbestände stark beschattet. Oberhalb schließt sich ein durchgewachsener Eichenmischwald an. Die Vegetation der Felswand weicht deutlich vom Unterwuchs der Waldbestände ab und besitzt einen eigenständigen Charakter. Die Bestände von *Cystopteris dickieana* sind bandartig ausgebildet und wachsen jeweils dicht über mehr oder weniger breiten Felssimsen. Nach oben hin schließen sich gut entwickelte Bestände von *Polypodium interjectum* und *Asplenium trichomanes* ssp. *quadrivalens* an. Die Vegetationsaufnahmen (Tab. 4, Nr. 1–3) stammen ausschließlich aus den *Cystopteris*-Beständen. Aufgrund der Dominanz von *Geranium robertianum* läßt sich Aufnahme Nr. 3 noch dem *Alliarion* zuordnen. Dagegen repräsentiert Aufnahme Nr. 1 einen gut entwickelten *Cystopteridion*-Bestand, sofern man Ellenberg (1991) und Oberdorfer (1994) folgt und *Cystopteris dickieana* als Kennart dieses Verbandes ansieht. Aufnahme Nr. 2 nimmt eine Übergangsstellung ein. Das Auftreten von Arten frischer, nährstoffreicher Säume (Ordnung *Glechometalia*) ist charakteristisch für den ganzen Verband *Cystopteridion,* auch für Bestände, die auf Mauern wachsen (vgl. z.B. OBERDORFER 1977 und SCHOLZ & LÖSCH 1994).

---

[3] Nomenklatur der Farn- und Blütenpflanzen nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER (1998), der Moose nach DÜLL (1990) sowie Namen der Pflanzengesellschaften nach OBERDORFER (1994).

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Tab. 4: Pflanzensoziologische Aufnahmen (x = Art vorhanden).

Nummer der Aufnahme	1	2	3	4
Population	Nahetal, Teilpop. 3	Nahetal, Teilpop. 2	Nahetal, Teilpop. 1	Schwarzwald, Teilpop. 2
Größe der Aufnahmefläche (m^2)	1,5	1,6	1,5	0,6
Meereshöhe (m NN)	220	220	220	520
Exposition	NNE	NNE	NNE	SW
Inklination (°)	90	90	65	30
Deckung Krautschicht (%)	50	35	75	30
Deckung Moosschicht (%)	85	80	99	60
Deckung Flechtenschicht (%)	5	10	0	15
Höhe der Krautschicht (m)	0,3	0,2	0,3	0,5
Artenzahl (Kraut- und Moosschicht)	10	10	9	15
CYSTOPTERIDION-ARTEN				
Cystopteris dickieana	3	3	2	r.4
Polypodium interjectum	1	.	u.2	.
Asplenium trichomanes ssp. *quadrivalens*	d.2	.	.	.
ALLIARION-ARTEN				
Geranium robertianum	p.4	.	6	r.2
Glechoma hederacea	.	.	.	r.2
Moehringia trinervia	.	.	d.1	.
Impatiens parviflora	1	u.2	.	.
QUERCO-FAGETEA-ARTEN				
Poa nemoralis	.	.	1	r.4
Dryopteris filix-mas	u.2	.	.	1
Impatiens noli-tangere	.	.	.	1
Acer pseudoplatanus juv.	.	.	d.1	.
Melica uniflora	.	u.1	.	.
WEITERE GEFÄSSPFLANZENARTEN				
Chrysosplenium oppositifolium	2	r.1°	.	.
Impatiens glandulifera	.	.	.	1
Sedum rupestre	.	.	.	p.2
Melica nutans	.	.	.	r.2
Oxalis acetosella	.	r.2	.	.
LAUB- UND LEBERMOOSE				
Brachythecium rutabulum	.	.	x	r.1
Thamnobryum alopecurum	a.4	x	.	.
Eurhynchium praelongum	.	x	x	.
Eurhynchium hians	7	.	.	.
Racomitrium lanuginosum	.	.	.	3
Dicranum scoparium	.	.	.	2
Hypnum cupressiforme	.	.	.	1
Amphidium mougeotii	p.2	.	.	.
Antitrichia curtipendula	.	.	.	r.1
Cephaloziella rubella	.	.	.	r.1
Eurhynchium pumilum	.	x	.	.
Plagiothecium nemorale	.	.	x	.
Plagiothecium succulentum	.	x	.	.
Taxiphyllum wissgrillii	.	x	.	.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

4.5 Morphologische Variabilität

Morphologisch unterscheiden sich die Pflanzen der drei deutschen Vorkommen mehr oder weniger deutlich untereinander (Abb. 1 & 2, Tab. 5). Die Pflanzen von der Nahe zeigen mit ihren sich teilweise berührenden Fiedern und Fiederchen eine gewisse Ähnlichkeit mit Pflanzen von der Typuslokalität in Schottland, während die beiden anderen Herkünfte grobmorphologisch nicht von *C. fragilis* zu unterscheiden sind, also *C. baenitzii* entsprechen. Während bei *C. fragilis* die Adern (überwiegend) in den spitzen Zähnen der letzten Segmente enden, laufen sie bei *C. alpina* ausschließlich in den Buchten zwischen zwei Zähnen aus. Bei *C. dickieana* ist beides zu finden. Sowohl bei zwei der drei deutschen Bestände als auch bei den untersuchten Herkünften aus Frankreich und Schottland endet ein deutlicher Anteil (bis zu 50 %) der Blattadern in den kleinen Buchten ausgerandeter Zähne. Bei weit über 100 untersuchten Wedeln von *C. fragilis* verschiedener europäischer Herkünfte fanden wir allenfalls vereinzelt Aderenden in eingebuchteten Zähnen an den Fiederabschnitten. Daß dieses Merkmal keinesfalls zur Unterscheidung von *C. fragilis* und *C. dickieana* herangezogen werden kann, belegt der Befund, daß bei den Pflanzen aus dem Schwarzwald die Adern immer in den Spitzen der Zähne enden. Offensichtlich ist die morphologische Variabilität bei *C. dickieana* recht hoch und für jede Population lassen sich eigenständige Feinmerkmale oder Kombinationen solcher Merkmale finden. Bei den Pflanzen aus dem Schwarzwald zeigte sich, daß solche Merkmale auch in Kultur erhalten bleiben und daher möglicherweise genetisch fixiert sind. Das Phänomen morphologisch distinkter Populationen ist offenbar auch bei *C. fragilis* deutlich ausgeprägt (KRAUSE, unveröffentlicht).

Bezüglich der Sporen- und Schließzellenlängen sind die untersuchten Pflanzen recht einheitlich (Tab. 5). Obwohl für Pflanzen aus dem Nahegebiet und aus Bayern keine Chromosomenzählungen vorliegen, läßt sich vermuten, daß auch diese wie die Pflanzen der übrigen Herkünfte tetraploid sind (vgl. Abschnitt 4.7). Die etwas geringere Sporengröße der bayerischen Belege ist vermutlich auf den unvollständigen Reifegrad der Sporen zurückzuführen; die Wedel wurden bereits am 22. Juni gesammelt. Da die Länge der Schließzellen mit denen der cytologisch überprüften Herkünfte übereinstimmt, sind vermutlich auch die bayerischen Pflanzen tetraploid. Insgesamt liegen die gemessenen Sporenlängen im oberen

Tab. 5: Wedelmorphologie sowie Sporen- und Stomatalänge verschiedener Herkünfte von *Cystopteris dickieana*. Bedeutung der Abkürzungen: LS = Länge der Spreite, BS = Breite der Spreite, BF = Breite des untersten Fiederpaares.

	Nahetal (n = 14)	**Schwarzwald** (n = 4)	**Bayern** (n = 5)	**Frankreich** (n = 1)	**Schottland** (n = 1)
Verhältnis LS/BS	2,2 ± 0,32	2,4 ± 0,31	2,9 ± 0,4	3,0	2,3
Verhältnis BF/BS	0,7 ± 0,10	0,9 ± 0,14	0,9 ± 0,15	0,7	0,8
Wedelumriß	kurz-lanzettlich	kurz-dreieckig	lang-dreieckig	lang-dreieckig	kurz-dreieckig
Fiedern	überlappend oder sich berührend	entfernt	entfernt	überlappend	entfernt
Fiederchen	sich berührend, einige entfernt	entfernt	entfernt, einige sich berührend	sich berührend	überlappend
	eiförmig oder lang-eiförmig	lang-eiförmig	eiförmig oder lang-eiförmig	eiförmig	eiförmig
	Zähne zugespitzt oder abgerundet teilweise eingekerbt	Zähne zugespitzt oder abgerundet ohne Einkerbungen	Zähne zugespitzt oder stumpf teilweise eingekerbt	Zähne stumpf teilweise eingekerbt	Zähne zugespitzt oder abgerundet teilweise eingekerbt
Adern enden in	Spitzen oder Einbuchtungen	Spitzen	Spitzen oder Einbuchtungen	Spitzen, einige in Einbuchtungen	Spitzen oder Einbuchtungen
Sporenlänge (µm)	41,7 ± 2,08	41,9 ± 0,93	< 40	42,3	—
Stomatalänge (µm)	45,2 ± 2,03	44,0 ± 0,72	43,2 ± 1,90	42,9	42,8
Cytotyp	(tetraploid?)	tetraploid	(tetraploid?)	tetraploid	tetraploid

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Bereich der Werte, die DOSTAL & REICHSTEIN (1984) für tetraploide *C. dickieana* angeben ([30 –] 36 – 42 [– 48] µm); der hexaploide Cytotyp besitzt nach DOSTAL & REICHSTEIN (1984) etwas größere Sporen ([30 –] 42 – 48 [– 54] µm). TENNANT (1995, 1996) nennt für die cytologisch geprüften tetraploiden Pflanzen von der schottischen Typuslokalität einen Wert von 44 µm. Für cytologisch nicht kontrollierte Pflanzen von Loch Tay (Schottische Highlands) gibt dieser Autor 43 µm an. Da die Bereiche der beiden Cytotypen überlappen, ist die Sporenlänge allein kein zuverlässiger Indikator für den Ploidiegrad (vgl. VIDA 1974 sowie die Diskussion bei TENNANT 1995)[4]. Für die Länge der Schließzellen liegen offenbar keine publizierten Vergleichsdaten vor.

PAGE (1997) weist darauf hin, daß die Sporenreife bei *C. dickieana* am locus classicus viel früher einsetzt als bei *C. fragilis.* Gleiches gilt anscheinend auch für Vorkommen auf der Iberischen Halbinsel (PRADA 1986). Ob es auch in Deutschland solche phänologischen Unterschiede gibt, bleibt noch zu klären.

4.6 Sporenkeimung

Die Keimgeschwindigkeit der Sporen von *C. dickieana* (Abb. 3) liegt, verglichen mit anderen Arten dieses Keimungstyps (Lichtkeimer mit chlorophyllfreien Sporen), in einem mittleren Bereich (vgl. BENNERT & DANZEBRINK 1996). Am schnellsten keimen die Sporen im Laborversuch bei 24 °C. Die Keimung beginnt bereits nach 5 Tagen, und nach 9,5 Tagen ist die Hälfte der ausgesäten Sporen gekeimt. Bei 12 °C ist die Entwicklung sichtlich verzögert. Die Keimung setzt dann erst nach 11 Tagen ein, und insgesamt 14,5 Tage vergehen, bis 50 % der Sporen gekeimt sind. Bei den übrigen Temperaturstufen (16, 20 und 28 °C) liegt der zeitliche Verlauf der Keimung zwischen diesen Extremen, wobei diese drei Kurven nur geringfügig voneinander abweichen (Keimbeginn nach 5–8 Tagen, die Hälfte aller Sporen nach 11,5–12,5 Tagen gekeimt). Alle Ansätze erreichen spätestens nach 32 Tagen Keimraten von 100 %. Eine Anzucht von Sporophyten für Erhaltungskulturen war ohne weiteres möglich; erste Jungpflanzen wurden nach 4–6 Monaten beobachtet.

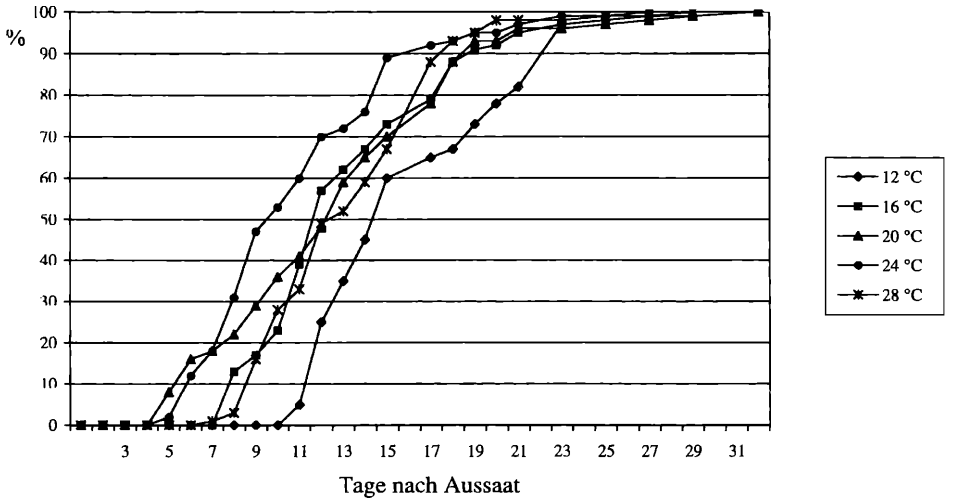

Abb. 3: Keimung der Sporen von *Cystopteris dickieana* bei fünf verschiedenen Temperaturstufen (Daten aus DRESBACH 1993).

---

[4] MANTON & REICHSTEIN (1965) kritisieren zu Recht das Vorgehen von BLASDELL (1963), bei wenig untersuchten *Cystopteris*-Sippen anhand von Sporenmessungen definitive Aussagen über den Cytotyp zu machen.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Der Zeitpunkt des Keimbeginns deckt sich weitgehend mit Angaben von DÖPP (1927) zum Keimverhalten von *C. fragilis.* Bei dieser Art beginnen die Sporen (bei einer mittleren Raumtemperatur von 18 °C), nach 7 Tagen zu keimen.

4.7 Cytologie

Im Jahre 1989 wurden von einer der im Schwarzwald wachsenden Pflanzen im Gelände Wedelstücke entnommen und zur cytologischen Untersuchung von Meiosestadien fixiert. Die Untersuchung ergab eine Chromosomenzahl von 82 Bivalenten ($n = 84^{II}$); diese Pflanze ist also tetraploid (Abb. 4). Als tetraploid ($n = 84^{II}$) erwies sich auch die aus Frankreich stammende Pflanze von *C. dickieana* (SP 88/93).

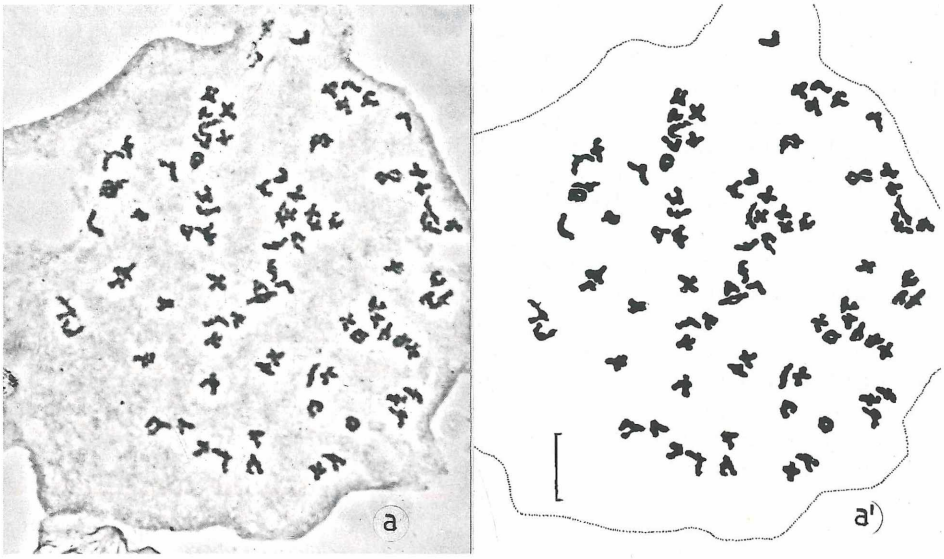

Abb. 4: Cytologie von *Cystopteris dickieana* aus dem Südschwarzwald (Ras-661); Sporenmutterzelle in Meiose mit 84 Bivalenten ($n = 84^{II}$); a: Foto, a': erläuterndes Diagramm; Maßstab: 10 µm; Fixierung, Präparation und Fotografie: H. Rasbach, Glottertal.

5. Diskussion

5.1 Verbreitung, Ökologie, Populationsbiologie und Vergesellschaftung

Angesichts der hohen Vitalität und Fertilität der beiden untersuchten Bestände von *C. dickieana* sowie der mit *C. fragilis* weitgehend übereinstimmenden Standortansprüche ist die Seltenheit von *C. dickieana* in Mitteleuropa verwunderlich. Da die Art nur durch Sporenkontrolle identifiziert werden kann, dürfte sie an manchen Stellen übersehen sein und ist vermutlich häufiger als bislang bekannt. Dennoch besteht kaum ein Zweifel, daß es sich um eine sehr seltene Art handelt.

Populationen außerhalb der Verbreitungszentren, die in Skandinavien und im westlichen Mittelmeergebiet liegen, könnten auf Sporenfernflug in jüngerer Zeit zurückgehen, aber auch Relikte aus vergangenen Klimaperioden darstellen. Daß *C. dickieana* in Mitteleuropa nie an Sekundärstandorten (Mauern, Steinbrüche) gefunden worden ist und stets nur auf ungestörten, natürlichen Felsen wächst, spricht eher für eine reliktische Natur der Vorkommen. Bezeichnenderweise fand BERG (1992) die Art in Südnorwegen, also in ihrem Kernareal, des öfteren an Mauern.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Die Ergebnisse der bodenökologischen Untersuchungen bestätigen den aufgrund der Begleitflora gewonnenen Eindruck, daß nährstoff- und basenreiche Standorte besiedelt werden. PAGE (1997) gibt für die Typuslokalität in Schottland pH-Werte zwischen 6,3 und 7,7 an. Entgegen einigen Literaturangaben (z.B. GJÆREVOLL 1958) weist *C. dickieana* keine feste Bindung an kalkhaltige Substrate auf. Verschiedene Autoren (LARSEN 1952, ARRIGONI 1969, HÖRANDL 1989, BERG 1992) fanden die Sippe sowohl auf karbonatischem als auch auf silikatischem Untergrund, allerdings werden kalkhaltige Böden bevorzugt (ELVEN 1984, TENNANT 1996). Die zwar kleine, aber vitale Population im Schwarzwald belegt, daß auch eine etwas ungünstigere Basenversorgung toleriert wird. Zugleich zeigt sich hier, daß auch etwas weniger schattige Standorte besiedelt werden können. Für die austrocknungsempfindlichen *Cystopteris*-Arten dürfte vor allem eine gleichmäßig gute Wasserversorgung entscheidend sein. So belegen etwa Untersuchungen von SCHOLZ-LAMBOTTE & LÖSCH (1996) die weitgehende Bindung von *C. fragilis* an schattig-feuchte Standorte. Aber auch diese Art wächst nach unseren Beobachtungen (z.B. im Nahetal) durchaus an sonnenexponierten, allerdings sickerfeuchten Felsen.

Angesichts der ermittelten Daten zur Standortökologie erscheinen einige der Zeigerwert-Angaben zu *C. dickieana* bei ELLENBERG (1991) korrekturbedürftig, so vor allem die angegebene Temperaturzahl von 2 (Kälte- bis Kühlezeiger), die Reaktionszahl von 9 (Basen- und Kalkzeiger) sowie die Stickstoffzahl von 2 (auf stickstoffärmsten bis stickstoffarmen Standorten).

In beiden Untersuchungsgebieten weisen die Bestände eine hohe Fertilität auf, und auch Naturverjüngung ist zu beobachten. Es bleibt fraglich, ob an den kühl-schattigen Standorten die in den Laborversuchen optimale Keimungstemperatur von 24 °C häufiger erreicht wird. Die Experimente haben jedoch gezeigt, daß auch bei wesentlich geringeren Temperaturen hohe Keimraten, wenn auch zeitlich verzögert, erreicht werden. Innerhalb der *Cystopteris fragilis*-Gruppe überwiegt nach PAJARON et al. (1996) offensichtlich intergametophytische Befruchtung. Zu den wenigen Ausnahmen, bei denen intragametophytische Selbstbefruchtung häufiger ist, gehört *C. dickieana* von der Typuslokalität in Schottland.

An den untersuchten Wuchsorten verhält sich *C. dickieana* pflanzensoziologisch nicht anders als *C. fragilis* in Mitteleuropa (vgl. die Tabellen in OBERDORFER 1977). Auch ELLENBERG (1991) und OBERDORFER (1994) stufen beide Blasenfarn-Arten als Verbandskennarten des *Cystopteridion* ein. Die Beobachtungen von BERG (1992) und TENNANT (1996) in Südnorwegen bzw. im schottischen Hochland deuten darauf hin, daß sie sich in ihren Standortansprüchen und damit auch in ihrer Soziologie dort ebenfalls nicht wesentlich unterscheiden.

Dagegen fehlt *C. fragilis* in der alpinen Stufe Skandinaviens sowie in der nordborealen Zone und in der Arktis entweder ganz oder tritt gegenüber *C. dickieana* stark zurück (vgl. LARSEN 1952, GJÆEREVOLL 1958, JALAS & SUOMINEN 1972, RÖNNING 1979, ELVEN 1984). DIERSSEN (1992) unterscheidet daher innerhalb des *Cystopteridion* zwei vikariierende Assoziationen, nämlich das submediterran-montane bis boreale *Asplenio viridis-Cystopteridetum fragilis* Oberd. 1949 und das arktisch-alpine *Cystopteridetum dickieanae* Dierssen 1992. Die Bestände an der Nahe können keinesfalls letztgenannter Gesellschaft zugeordnet werden; von den in der Originaltabelle bei DIERSSEN (1992, S. 194) aufgeführten Sippen kommt außer *C. dickieana* selber keine weitere Art in den Nahebeständen vor. Sie entsprechen jedoch auch nicht dem *Asplenio-Cystopteridetum fragilis*, da dessen Kennart (*Asplenium viride*) fehlt und aus orographischen Gründen auch kaum vorkommen kann. Daher ist eine lediglich eine Einstufung auf Verbandsebene sinnvoll.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

5.2 Morphologie und Cytologie

Die morphologische Variabilität der Wedel ist offenbar hoch. Jede der drei morphologisch untersuchten Populationen besitzt eine ihr eigene Merkmalskombination. Der taxonomische Wert dieser Merkmale ist jedoch fraglich, da auch standortbedingte Modifikationen auftreten können (vgl. BRECKLE 1987, HAUFLER & WINDHAM 1991). Allerdings unterscheiden sich die im Gewächshaus herangezogenen und seit mehreren Jahren kultivierten Pflanzen aus dem Schwarzwald morphologisch nicht von den wildwachsenden. Auch Pflanzen von *C. dickieana* vom locus classicus behalten ihre distinkte Morphologie in Kultur bei (MARREN 1983).

C. dickieana und *C. fragilis* lassen sich grobmorphologisch nicht sicher unterscheiden. Pflanzen mit den für *C. dickieana* (von der Typuslokalität) charakteristischen überlappenden Fiedern kommen zwar bei *C. fragilis* allenfalls sehr selten vor[5], sind aber auch bei *C. dickieana* eher die Ausnahme. Oft werden als weitere Besonderheit von *C. dickieana* die teilweise ausgerandeten Zähne angegeben, in deren Buchten die Blattadern auslaufen (vgl. TENNANT 1996). Aber auch dieses Kennzeichen ist nicht konstant ausgebildet und daher allenfalls als Tendenzmerkmal zu werten (vgl. DA LUZ DA ROCHA AFONSO 1982). PRADA (1986) und TENNANT (1996) fanden es gelegentlich auch bei *C. fragilis.* Auch wenn die grobmorphologische Unterscheidung von *C. dickieana* und *C. fragilis* problematisch ist, können beide Arten lokal morphologisch recht deutlich verschieden sein, so etwa im Untersuchungsgebiet an der Nahe. Eine ähnliche Beobachtung machte LAWALRÉE (1956: 269) in Spanien: „Au col de Pajares, *C. dickieana* croissait abondamment, avec un aspect très différent de celui de *C. fragilis* recueilli près du village de Pajares."

Die Ergebnisse unserer Sporenmessungen bestätigen die Skepsis von VIDA (1974), mit dieser Methode tetra- und hexaploide Cytotypen eindeutig unterscheiden zu können. Möglicherweise würde die Hinzunahme eines weiteren Parameters, etwa der Stomatalänge, eine saubere Trennung der Cytotypen erlauben. Solche Messungen sind aber offenbar an hexaploiden Pflanzen noch nicht durchgeführt worden.

Isoenzymmuster sind nach den Ergebnissen von PARKS (1995) weder mit dem Sporentyp noch mit der äußeren Morphologie von Pflanzen des *Cystopteris fragilis*-Komplexes korreliert. GARTMANN (1995) hat neben mehreren Exemplaren von *C. fragilis* aus den Alpen und aus Grönland auch eine Pflanze von *C. dickieana* aus Spitzbergen untersucht. Er fand lediglich bei Malatdehydrogenase (MDH) Unterschiede zwischen beiden Arten.

Zumindest in Mitteleuropa ist der tetraploide Cytotyp von *C. dickieana* offenbar weiter verbreitet als der hexaploide. Mehreren cytologischen Nachweisen der tetraploiden Sippe steht nach wie vor nur ein einziger der hexaploiden (MANTON & REICHSTEIN 1965) gegenüber.

5.3 Folgerungen für den Naturschutz

Die populationsbiologischen Untersuchungen und die Keimungsversuche haben gezeigt, daß es sich sowohl im Schwarzwald als auch im Nahegebiet um vitale Populationen handelt, die eine gute Reproduktionsfähigkeit besitzen. Beide Wuchsorte sind relativ unzugänglich und unterliegen keiner Nutzung. Ihre Lage ist nur wenigen Personen bekannt, so daß eine Bedrohung durch Sammler nicht befürchtet werden muß. Inwiefern bei natürlichen Katastrophen, wie etwa Erdrutschen oder Felsstürzen, die eine aktuelle Population vernichten könnten, eine Regenierung möglich wäre, muß offen bleiben. Nach Befunden aus

---

[5] Bei der Durchsicht der fast 1.000 Wedel von *Cystopteris fragilis*-Belegen im Rheinischen Herbar (BONN) wurden sich berührende und/oder überlappende Fiedern bzw. Fiederchen etwa bei jedem 30. Wedel festgestellt. In allen Fällen war diese besondere Morphologie auf einzelne Wedel beschränkt, ist also nicht typisch für die gesamte Populationen, in der gesammelt wurde.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

Großbritannien (DYER & LINDSAY 1992, 1996) bildet *C. dickieana* eine permanente Sporenbank aus.

Eutrophierung der Substrate durch anthropogen erhöhte Stickstoffeinträge aus der Luft dürften einer Art, die ohnehin an nährstoffreichere Standorte angepaßt und vielleicht sogar auf sie angewiesen ist, kaum schaden. Gegen Versauerung dürften beide Standorte durch den ständigen Nachschub an basenreicherem Rohverwitterungsmaterial recht gut abgepuffert sein.

C. dickieana ist eine in Deutschland vermutlich von jeher sehr seltene, möglicherweise reliktische Art, die in unserem Gebiet offenbar nicht die Fähigkeit besitzt, auf sekundäre Standorte auszuweichen. Sie sollte daher sowohl bundesweit als auch in den Roten Listen von Rheinland-Pfalz und Baden-Württemberg in die Kategorie „R" (sehr selten) eingestuft werden. Für Bayern muß sie weiterhin als verschollen (Kategorie „0") gelten. Im Hinblick auf mögliche Sammeltätigkeit ist zu erwägen, *C. dickieana* durch die Bundesartenschutz-Verordnung vollständig zu schützen.

6. Danksagung

Wir danken Frau Helga Rasbach (Glottertal) für die cytologische Untersuchung von zwei *Cystopteris*-Pflanzen, Frau Erika Smend (Bochum) für die Durchführung der Kohlenstoff- und Stickstoffanalysen, Frau Isolde Künzel (Bochum) für die Anfertigung der Wedelfotos, Frau Sabine Dresbach (Essen) für die Durchführung der Keimversuche sowie Herrn Karsten Horn (Erlangen) für die Entleihe der Belege von *Cystopteris dickieana* aus dem Bayerischen Staatsherbar München. Teile der Geländeuntersuchungen wurden im Rahmen des vom Bundesministerium für Umwelt und Naturschutz geförderten und vom Bundesamt für Naturschutz betreuten Forschungsprojektes „Biologie und Ökologie gefährdeter Farnpflanzen" durchgeführt. Beiden Institutionen danken wir für ihre Unterstützung.

7. Literatur

ALSTON, A.H.G. (1951): An overlooked North American fern. – Amer. Fern J. 41: 76–78. Port Richmond.

ARRIGONI, P.V. (1969): Nuove stazioni di Cystopteris dickieana Sim in Sardegna. – Webbia 24: 425–427. Firenze.

BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND (Hrsg.) (1996): Klimaatlas von Bayern. München.

BENNERT, H.W. (1999): Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands – Biologie, Verbreitung, Schutz. Unter Mitarbeit von HORN, K., BENEMANN, J. & HEISER, T. – Fotografie: H. & K. RASBACH – Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup (im Druck)

BENNERT, H.W. & DANZEBRINK, B. (1996): Spore germination of endangered pteridophytes in Germany. – Verh. Ges. Ökol. 26: 197–207.

BERG, R.Y. (1992): Sporevariasjon i skandinaviske populasjoner av Cystopteris fragilis. – Blyttia 50: 143–157. Oslo.

BIR, S.S. & TRIKHA, C.K. (1974): Taxonomy of the Indian species of genus Cystopteris Bernh. – Nova Hedwigia Beihefte 47: 1–21.

– & –, (1976): Cystopteris fragilis in the Western Himalayas. – Amer. Fern J. 66: 109–110. Rockville, Maryland.

BLASDELL, R.F. (1963): A monographic study of the fern genus Cystopteris. – Mem. Torr. Bot. Club 21: 1–102. Durham, N.C.

BOHN, U. & LOHMEYER, W. (1990): Über natürliche Vorkommen der Bergweidenröschen-Ruprechtskraut-Saumgesellschaft (Epilobio-Geranietum robertiani Lohm. in Oberd. et al. 1967) und das soziologische Verhalten von Cynoglossum germanicum Jacq. in der Rhön. – Tuexenia 10: 137–145. Göttingen.

BRECKLE, S.-W. (1987): Distribution and ecology of Cystopteris (Athyriaceae) species within the Flora Iranica region. – Pl. Syst. Evol. 155: 59–65.

DA LUZ DA ROCHA AFONSO, M. (1982): Contribuiçao para o estudo do género Cystopteris Bernh. em Portugal continental e insular. – Bol. Soc. Brot., Sér. 2, 55: 337–352. Coimbra.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

DAMBOLDT, J. (1963): Cystopteris dickieana Sim und ihr Vorkommen in den Alpen. – Ber. Bayer. Bot. Ges. 34: 64–65. München.
DEUTSCHER WETTERDIENST (Hrsg.) (1953): Klima-Atlas von Baden-Württemberg. – Bad Kissingen.
– (Hrsg.) (1957): Klima-Atlas von Rheinland-Pfalz. – Bad Kissingen.
DIEKJOBST, H. (1989): Zur Verbreitung des Runzelsporigen Blasenfarns (Cystopteris dickieana R. Sim) in den östlichen Grajischen Alpen (Gran Paradiso-Massiv). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 60: 127–132. München.
DIERSSEN, H. (1992): Zur Synsystematik nordeuropäischer Vegetationstypen. 1. Alpine Vegetation und floristisch verwandte Vegetationseinheiten tieferer Lagen sowie der Arktis. – Ber. Reinh.-Tüxen-Ges. 4: 191–226. Hannover.
DÖPP, W. (1927): Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. – Pflanzenforschung 8: 1–16.
DOSTAL, J. & REICHSTEIN, T. (1984): Cystopteris. – In: KRAMER, K.U. (Hrsg.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. 1 Pteridophyta: 192–201. Berlin, Hamburg.
DRESBACH, S. (1993): Untersuchungen zur Sporenkeimung der gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. – Unveröffentlichte Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.
DÜLL, R. (1990): Exkursionstaschenbuch der Moose. – Bad Münstereifel: 335 S.
DYER, A.F. (1979): The culture of fern gametophytes for experimental investigation. – In: DYER, A.F. (ed.): The experimental biology of ferns: 253–305. Academic Press, London, New York, San Francisco.
DYER, A.F. & LINDSAY, S. (1992): Soil spore banks of temperate ferns. – Amer. Fern J. 82: 89–122. Atlanta, Georgia.
– & – (1996): Soil spore banks – A new resource for conservation. – In: CAMUS, J.M., GIBBY, M. & JOHNS, R.J. (eds.): Pteridology in Perspective: 153–160. Royal Botanic Gardens, Kew.
ELLENBERG, H. (1991): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen (ohne Rubus). – In: ELLENBERG, H., et al. (1991): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica 18: 9–166. Göttingen.
ELVEN, R. (1984): Skjörlokene i Nord-Norge. – Blyttia 42: 57–67. Oslo.
ESSER, K. (1992): Kryptogamen II. Moose – Farne. Praktikum und Lehrbuch. – Springer, Berlin, Heidelberg, New York: 220 S.
GARTMANN, F. (1995): Elektrophoretische Untersuchungen über Enzympolymorphismen bei arktischen und alpinen Farnarten. – Farnblätter 26/27: 78–88.
GJÆREVOLL, O. (1958): Botanical investigations in Central Alaska, especially in the White Mountains, Part 1: Pteridophytes and Monocotyledones. – Kgl. Norske Vidensk. Selsk. Skrifter 1958, Nr. 5: 1–74. Trondheim.
GREUTER, W., BURDET, H.M. & LONG, G. (eds., 1984): Med-Checklist, Band 1. – Genève: 330 S.
HAGENAH, D.J. (1961): Spore studies in the genus Cystopteris. I. The distribution of Cystopteris with non-spiny spores in North America. – Rhodora 63: 181–193.
HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Ulmer, Stuttgart: 768 S.
HAUFLER, C.H., MORAN, R.C. & WINDHAM, M.D. (1993): Cystopteris. – In: Flora of North America, Vol. 2: 263–270. New York, Oxford.
HAUFLER, C.H. & WINDHAM, M.D. (1991): New species of North American Cystopteris and Polypodium, with comments on their reticulate relationships. – Amer. Fern J. 81: 7–23. Atlanta, Georgia.
HÖRANDL, E. (1989): Cystopteris dickieana R. Sim (Pteridophyta) – neu für Österreich und andere Gebiete. – Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 126: 179–183. Wien.
HULTÉN, E. & FRIES, M. (1986): Atlas of North European vascular plants north of the tropic of cancer. – Königstein.
JALAS, J. & SUOMINEN, J. (1972): Atlas Florae Europaeae Bd. 1, Pteridophyta. – Helsinki: 121 S.
JERMY, C. (1993): Cystopteris Bernh. – In: TUTIN, T.G., et al. (eds.): Flora Europaea. Vol. 1: Psilotacea to Platanaceae: pp. 24–25. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
– & CAMUS, J. (1991): The illustrated field guide to ferns and allied plants of the British Isles. – British Museum (Natural History), London: 194 S.
JERMY, A.C. & HARPER, L. (1971): Spore morphology of the Cystopteris fragilis complex. – Brit. Fern Gaz. 10: 211–213. London.
KRAMER, K.U. & GREEN, P.S. (eds.) (1990): The families and genera of vascular plants. 1. Pteridophytes and Gymnosperms. – Berlin, Heidelberg, New York u.a.: 404 S.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

KRAUSE, S. (1998): Cystopteris. – In: WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H.: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands: S. 167–169. Ulmer, Stuttgart.
KRETZSCHMAR, R. (1989): Kulturtechnisch-Bodenkundliches Praktikum. 6. Aufl. – Kiel: 514 S.
LARSEN, K. (1952): Udbredelsen i Grönland af Cystopteris fragilis coll. med piggede og vortede sporer. – Bot. Tidsskr. 49: 39–44. København.
LAWALRÉE, A. (1956): Quelques fougères d'Espagne. – Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich 31: 268–272.
LÖVE, A., LÖVE, D. & PICHI-SERMOLLI, R.E.G. (1977): Cytotaxonomical atlas of the Pteridophyta. – Vaduz: 398 S.
LONDO, G. (1976): The decimal scale for relevés of permanent quadrats. – Vegetatio 33: 61–64. Den Haag.
MANTON, I. (1950): Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. – Cambridge University Press, Cambridge: 316 S.
– & REICHSTEIN, T. (1965): Die Chromosomenzahlen von Cystopteris sudetica A. Br. et Milde von Berchtesgaden sowie von Cystopteris dickieana SIM s. l. vom Foostock (Kanton Glarus, Schweiz). – Bauhinia 2: 307–312 & 330–336. Basel.
MARREN, P. (1983): The history of Dickie's fern in Kincardineshire. – Trans. Bot. Soc. Edinb. 44: 157–164.
MURPHY, J. & RILEY, J. P. (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. – Anal. Chim. Acta 27: 31–36.
NARDI, E. (1974): Problemi sistematici e distributivi di Cystopteris dickieana s. l. in Italia. – Webbia 29: 329–360. Firenze.
OBERDORFER, E. (1977): Süddeutsche Pflanzengesellschaften, Teil 1. 2. Aufl. – Stuttgart, New York: 311 S.
– (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Aufl. – Stuttgart: 1050 S.
OBERHOLZER, E., SULGER BUEL, E. & REICHSTEIN, T. (1962): Cystopteris dickieana Sim am Foostock (Kanton Glarus). – Ber. Schw. Bot. Ges. 72: 286–289. Zürich.
ØLLGAARD, B. & TIND, K. (1993): Scandinavian ferns. – Copenhagen: 317 S.
PAGE, C.N. (1997): The ferns of Britain and Ireland. 2nd ed. – Cambridge University Press, Cambridge: 530 S.
– (1988): Ferns. Their habitats in the British and Irish Landscape. – Collins, London: 430 S.
PAJARON, S., PRADA, C., PAGUA, E. & HERRERO, A. (1996): Contribución al estudio de la biología reproductiva en el complejo Cystopteris fragilis. – Mem. Accad. Lunig. Scienze 66: 51–60.
PALER, M.H. & BARRINGTON, D.S. (1995): The hybrid Cystopteris fragilis x C. tenuis (Dryopteridaceae) and the relationship between its tetraploid progenitors. – Syst. Bot. 20: 528–545.
PARKS, J. (1995): What is Cystopteris dickieana? – Pteridologist 2: 290–292. London.
PEARMAN, R.W. (1976): A scanning electron microscopic investigation of the spores of the genus Cystopteris. – Fern Gaz. 11: 221–230. London.
PHILIPPI, G. (1993): Athyriaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs, Bd. 1. 2. Aufl.: 150–160. Ulmer, Stuttgart.
PRADA, C. (1986): Cystopteris Bernh. – In: CASTROVIEJO, S., et al. (eds.): Flora Iberica. Vol. I, Lycopodiaceae-Papaveraceae: 116–121. Real Jardín Botánico: Madrid.
– & SALVO, A.E. (1984): Notas sobre Cystopteris Bernh. – An. Jard. Bot. Madrid 41: 466.
PRELLI, R. & BOUDRIE, M. (1992): Atlas écologique des fougères et plantes alliées. – Paris.
PROFUMO, P. (1965): Cystopteris dickieana Sim in Italia. – Webbia 20: 737–744. Firenze.
RÖNNING, O.J. (1979): Svalbards Flora, 2. Aufl. – Oslo: 128 S.
SCHIEMIONEK, A. & BENNERT, H.W. (1996): Populationsbiologische Gefährdungsanalyse von Farnpflanzen in Deutschland. – Verh. Ges. Ökol. 26: 209–220.
SCHOLZ, S.A. & LÖSCH, R. (1994): Verbreitung und Soziologie der Mauerfugenvegetation im niederbergischen Teil des Kreises Mettmann. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 47: 81–98.
SCHOLZ-LAMBOTTE, S.A. & LÖSCH, R. (1996): Untersuchungen zur Ökologie der Mauerfugen-Vegetation im niederbergischen Teil des Kreises Mettmann. – Jahresber. Naturwiss. Ver. Wuppertal 49: 30–43.
SCHÜLLER, H. (1969): Die CAL-Methode, eine neue Methode zur Bestimmung des pflanzenverfügbaren Phosphates in Böden. – Z. Pflanzenern. Bodenkunde 123: 48–63.
TENNANT, D.J. (1995): Cystopteris fragilis (L.) Bernh. var. alpina Hook. in Britain. – Naturalist 120: 45–50.

©Floristisch-soziologische Arbeitsgemeinschft; www.tuexenia.de; download unter www.zobodat.at

– (1996): Cystopteris dickieana R. Sim in the Central and Eastern Scottish Highlands. – Watsonia 21: 135–139.
ULRICH, B., MEIWES, K.J., KÖNIG, N. & KHANNA, P.K. (1984): Untersuchungsverfahren und Kriterien zur Bewertung der Versauerung und ihrer Folgen in Waldböden. – Forst- und Holzwirt 11: 278–284.
VIDA, G. (1972): Cytotaxonomy and genome analysis of the European ferns. – Symp. Biol. Hung. (Budapest) 12: 51–60.
– (1974): Genome analysis of the European Cystopteris fragilis complex, I. Tetraploid taxa. – Acta Bot. Acad. Scient. Hung. 20: 181–192. Budapest.
– & MOHAY, J. (1980): Cytomorphometric DNA studies in polyploid series of the fern genus Cystopteris Bernh. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 26: 455–461. Budapest.
WELTEN, M. & SUTTER, H.C.R. (1982): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz. – Basel, Boston, Stuttgart.
WIGGINS, I.L. (1954): Cystopteris dickieana and Woodsia glabella in Arctic Alaska. – Amer. Fern J. 44: 97–108. Port Richmond.
WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H. (Hrsg.) (1998): Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Ulmer, Stuttgart: 764 S.
ZAHLHEIMER, W. (1985): Artenschutzgemäße Dokumentation und Bewertung floristischer Sachverhalte. – Ber. Akad. Natursch. Landschaftspfl., Beih. 4: 1–143.

Stefan Krause und Claudia Thiex
Institut für Landwirtschaftliche Botanik
Abteilung Geobotanik & Naturschutz
Meckenheimer Allee 176
53115 Bonn

H. Wilfried Bennert
Lehrstuhl für Spezielle Botanik
Ruhr-Universität Bochum
44780 Bochum

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Tuexenia - Mitteilungen der Floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: NS_19

Autor(en)/Author(s): Krause Stefan, Bennert Herbert Wilfried, Thiex Claudia

Artikel/Article: Verbreitung, Ökologie, Vergesellschaftung und Morphologie von Cystopteris dickieana Sim (Woodsiaceae, Pteridophyta) in Deutschland 219-239