

Der *Dryopteris affinis*-Komplex (*Dryopteridaceae*) im Harz – Identifizierung, Verbreitung, Ökologie

The *Dryopteris affinis* complex (*Dryopteridaceae*) in the Harz Mountains – identification, distribution, ecology

Anton Bär¹, H. Wilfried Bennert^{2*} , Hans-Jürgen Czichowski³, Jörg Fuchs⁴ ,
Peter Gausmann⁵, Daniella Ivanova⁶ , Wolfgang Jäger⁷, Rainer Neuroth⁸,
Hjalmar Thiel⁹, Rolf Thiemann¹⁰ & Günther Zenner¹¹

¹Lohengrinstraße 17, 91126 Schwabach, Germany; ²Plessenweg 28, 58256 Ennepetal, Germany;

³Am Stadstieg 511, 38667 Bad Harzburg, Germany; ⁴Leibniz-Institut für Pflanzengenetik und
Kulturpflanzenforschung (IPK), OT Gatersleben, Corrensstraße 3, 06466 Seeland, Germany;

⁵Holper Heide 5c, 44629 Herne, Germany; ⁶Institute of Biodiversity and Ecosystem Research,
Bulgarian Academy of Sciences, Acad. G. Bonchev Street, Bl. 23, 1113 Sofia, Bulgaria;

⁷Finkenweg 45, 42489 Wülfrath-Düssel, Germany; ⁸Warthestraße 5a, 56410 Montabaur, Germany;

⁹Langenhorst 10, 29479 Jameln, Germany; ¹⁰Im Tüssenberg 10, 58762 Altena, Germany;

¹¹Freiherr-vom-Stein-Straße 33, 55606 Kirn, Germany

*Korrespondierender Autor, E-Mail: wilfried.bennert@rub.de

Herrn Prof. Dr. Henning Haeupler zum 80. Geburtstag gewidmet.

Zusammenfassung

Der *Dryopteris affinis*-Komplex hat in Deutschland seinen Verbreitungsschwerpunkt im Süden des Gebietes, kommt aber auch im Harz, dem nördlichsten deutschen Mittelgebirge, vor. Im Zeitraum von 2008 bis 2018 wurden von den Autoren eine Reihe von Exkursionen in den Harz zum Studium dieser bestimmungskritischen Gruppe durchgeführt. Zur korrekten Identifizierung der Sippen wurden Proben für durchflusszytometrische Analysen sowie mikro- und makromorphologische Untersuchungen gesammelt. Folgende Sippen und Cytotypen konnten nachgewiesen werden: *D. affinis* (diploid), *D. borrieri*, *D. cambrensis* subsp. *insubrica* und *D. lacunosa* (triploid), *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa* und „*D. affinis* s. l.“ (Sippe vom Rehberger Graben), die keiner aus Deutschland bekannten Sippe zugeordnet werden konnte (tetraploid) sowie *D. ×critica* (pentaploid).

Längen und Breiten von Sporen bzw. von Stomata wurden vermessen und ihre Eignung als Bestimmungsmerkmale getestet. Die Zusammenhänge dieser Messgrößen werden in Punktdiagrammen veranschaulicht, die auch den 95 %-Erwartungsbereich bei drei Cytotypen (di-, tri- und tetraploid) zeigen. Für die Sporen ergibt sich bei den di- und triploiden Sippen durch das Auftreten extremer Messwerte eine deutliche Überlappung der Erwartungsbereiche, während dies bei den Stomatamesungen an Pflanzen aus dem Harz nicht der Fall ist. Allerdings treten, wie ein Vergleich mit Pflanzen aus Bayern ergibt, regionale Unterschiede bei den Stomatamaßen auf, wodurch sich die Erwartungsbereiche verschieben und es zu Überlappungen kommen kann.

Makromorphologische Merkmale werden an Hand von Scans der Wedelober- und -unterseite dargestellt. Informationen über die Vorkommen im Harz stammen aus eigenen Geländeerhebungen, der Literatur sowie den Datenbanken Niedersachsens und Sachsen-Anhalts. Die Vorkommen im Harz

konzentrieren sich auf den stärker atlantisch und durch hohe Niederschläge geprägten Westen. Insgesamt liegen für 14 der 40 zum Kartierungsgebiet gehörenden Messtischblätter Nachweise für die *D. affinis*-Gruppe vor. Dabei wurden 209 Individuen aller Sippen beobachtet, die wirkliche Anzahl dürfte aber um ein Mehrfaches höher liegen. *D. borreri* ist am häufigsten vertreten, gefolgt von der tetraploiden *D. affinis* s. l., *D. lacunosa* und *D. affinis* s. str. Zu den Raritäten gehören außer den beiden Primärhybriden *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa* und *D. ×critica* auch *D. cambrensis* subsp. *insubrica*.

Alle erfassten Pflanzen wachsen auf Böden über silikatischem Ausgangsgestein und in der submontanen und montanen Stufe (zwischen 280 und 733 m), wobei nordwestliche und vor allem nordöstliche Lagen dominieren. Die mittleren Jahresniederschläge betragen zumeist etwa 900 bis 1.400 mm; die Jahresmittelwerte der Temperatur schwanken zwischen etwa 7 °C im Unterharz und 5–6 °C im Oberharz.

Vor allem werden im Harz enge Bachtäler, bewaldete oder halboffene Steilhänge, Blockhalden sowie Säume und Böschungen an Forstwegen besiedelt. Viele der untersuchten Vorkommen der *D. affinis*-Gruppe liegen in oder im Randbereich von Fichten-Forsten oder Fichten-Laubmischwäldern, seltener in reinen Buchenbeständen. Mit Hilfe der Zeigerwerte nach Ellenberg lassen sich die Wuchsorte als halbschattig (L 4,9), mäßig warm (T 4,7), subozeanisch geprägt (K 3,5), frisch bis feucht (F 6,1), mäßig sauer (R 5,0) und als eher stickstoffreich (N 5,7) charakterisieren. Klare standörtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Sippen aus der *D. affinis*-Artengruppe zeichneten sich nicht ab.

Abstract

In Germany, the *Dryopteris affinis* complex has its main distribution in southern parts of the country, but also occurs in the Harz Mountains, the northernmost German low mountain range. From 2008 to 2018, the authors made a series of excursions into the Harz Mountains to study this group. To correctly identify the taxa, samples were collected for flow cytometric analyses as well as micro- and macromorphological examinations. The following taxa and cytotypes were detected: *D. affinis* (diploid), *D. borreri*, *D. cambrensis* subsp. *insubrica*, and *D. lacunosa* (triploid), *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa*, and “*D. affinis* s. l.” (taxon from the Rehberger Graben), which could not be assigned to any of the Central European taxa (tetraploid), and *D. ×critica* (pentaploid).

The lengths and widths of spores and stomata were measured and their suitability for plant determination tested. The relationship between these parameters are illustrated in scatter diagrams, which also show the 95% reference range for three cytotypes (di-, tri- and tetraploid). A clear overlap of the reference range exists for the spores of the di- and triploid taxa, while this was not observed for the stomata. However, a comparison with plants from Bavaria shows that regional differences in the stomata sizes occur resulting in a shift of the reference range and causing overlapping.

Macromorphological features are shown using scans of the upper and lower side of the frond. Information about the occurrences in the Harz Mountains comes from our own site surveys, the literature, and databases of Lower Saxony and Saxony-Anhalt. The occurrences are concentrated in the west, which is more oceanic and characterized by high rainfall. Members of the *D. affinis* group were recorded in 14 of the 40 ordnance survey maps screened. Overall, 209 individuals of all taxa were found, but the real number is likely to be several times higher. *D. borreri* is the most common taxon, followed by the tetraploid *D. affinis* s. l., *D. lacunosa*, and *D. affinis* s. str. The rarities include the two primary hybrids *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa* and *D. ×critica*, and also *D. cambrensis* subsp. *insubrica*.

All recorded plants grow on soils on silicate rock in the submontane and montane zone (between 280 and 733 m), with northwestern and especially northeastern exposures dominating. The average annual precipitation is usually around 900 to 1400 mm; the annual mean temperature ranges between about 7 °C in the Lower Harz Mountains and 5–6 °C in the Upper Harz Mountains. Narrow brook valleys, forested or semi-open steep slopes, block heaps as well as hems and embankments of forest roads are the habitats colonized in the Harz Mountains.

Many of the examined occurrences of the *D. affinis* group lie in or in the marginal area of spruce forests or mixed spruce forests, more rarely in pure beech stands. With the help of the Ellenberg indicator values, the growing sites can be classified as semi-shady (L 4.9), moderately warm (T 4.7), suboceanic (K 3.5), fresh to moist (F 6.1), moderately acidic (R 5.0), and as rather nitrogen-rich (N 5.7). There were no clear differences in the ecological behaviour between the taxa of the *D. affinis* group.

Keywords: altitudinal distribution, apomixis, ferns, flow cytometry, hybridisation, micromorphology, spores, stomata

1. Einleitung

Die Gattung *Dryopteris* umfasst nach neueren Schätzungen etwa 375–400 Arten (ZHANG et al. 2013, CHRISTENHUSZ & CHASE 2014, PPG I 2016) und zählt damit weltweit zu den artenreichsten FarnGattungen. Der überwiegende Teil der Arten reproduziert sich sexuell, es gibt aber auch Sippen, die sich ungeschlechtlich (apomiktisch oder genauer – auf Farne bezogen – agamospor) vermehren (BELL 1992, SCHNELLER 1974, 1975a; TILQUIN 1981). Unter Agamosporie versteht man bei Farnpflanzen einen abgeänderten Generationswechsel, der zwar noch heteromorph ist (also morphologisch verschieden gestaltete Gametophyten und Sporophyten umfasst), bei dem aber kein Kernphasenwechsel mehr stattfindet. Durch eine abgeänderte Meiose werden unreduzierte Sporen gebildet, welche die gleiche Anzahl von Chromosomensätzen aufweisen wie der Sporophyt. Der neue Sporophyt entsteht nicht durch Befruchtung der Eizelle, sondern auf ungeschlechtlichem Wege aus einer vegetativen Prothalliumzelle. Generell ist Apomixis bei Farnen häufiger als bei allen anderen Pflanzengruppen und hat sich offenbar im Laufe der Evolution mehrfach und unabhängig voneinander entwickelt (LIU et al. 2012). Apomixis ist für 15 Farnfamilien belegt, wobei die *Dryopteridaceae* mit 87 apomiktischen Arten Rekordhalter sind und vor den *Pteridaceae* mit 84 apomiktischen Arten rangieren; beide Familien zusammen umfassen rund 70 % aller bekannten apomiktischen Farne (LIU et al. 2012). Auffällig ist, dass Apomixis zumeist mit Polyploidie und einer daraus resultierenden retikulaten Evolution verknüpft ist, wobei dies besonders auf triploide und pentaploide Taxa zutrifft und nur wenige diploide apomiktische Arten bekannt sind (LIU et al. 2012).

Der *D. affinis*-Komplex steht dem *D. filix-mas*-Komplex (mit sich sexuell reproduzierenden Arten) nahe und wurde ursprünglich auch zu diesem gerechnet (MANTON 1950). Beide Gruppen wurden in einer späteren Gattungsgliederung von FRASER-JENKINS (1986) getrennt und letztere der sect. *Dryopteris* zugeordnet, während *D. affinis* s. l. in die sect. *Fibrillosae* Ching gestellt wurde. Beide Komplexe sind, wie molekulare Untersuchungen von JUSLÉN et al. (2011) gezeigt haben, genomisch nahe verwandt und durch mehrere Hybriden miteinander verbunden.

Der *D. affinis*-Komplex ist durch eine beachtliche morphologische Variabilität gekennzeichnet. Im Laufe der Zeit sind zahlreiche, teilweise umstrittene Gliederungsversuche unternommen und eine Vielzahl von Taxa auf unterschiedlichen Rangstufen beschrieben worden (OBERHOLZER & VON TAVEL 1937, FRASER-JENKINS 1980, 1996, 2007, FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984, JESSEN et al. 2011). Die in Mitteleuropa vorkommenden Sippen (ohne vor Ort entstandene Primärhybriden) wurden zunächst als eine formenreiche Art (*D. affinis* s. l.) mit mehreren Unterarten angesehen (FRASER-JENKINS 1980, 1993, FRASER-JENKINS & REICHSTEIN 1984). Einige dieser Unterarten werden neuerdings jedoch als eigenständige Arten eingestuft (FRASER-JENKINS 2007, EKRT et al. 2009, JESSEN et al. 2011),

da sie sich nicht nur in ihrer Morphologie, sondern teilweise auch in ihrem Ploidiegrad und ihrer evolutionären Entstehungsgeschichte unterscheiden; allerdings konnte die genomische Verwandtschaft noch nicht im Einzelnen geklärt werden.

Die einzige diploide Art ($2n = 82$) innerhalb des *D. affinis*-Komplexes in Europa ist *D. affinis* s. str., die mehrere Unterarten bzw. Varietäten umfasst. Sie ist hybridogenen Ursprungs, wobei sie einen ihrer beiden Chromosomensätze vermutlich mit *D. wallichiana* gemeinsam hat, einer ebenfalls diploiden und apomiktischen Art mit subtropisch-tropischer Verbreitung, die in Europa nicht vorkommt (WIDÉN et al. 1996). Für dieses von *D. wallichiana* stammende Genom wird der Arbeitsname *D. „semiaffinis“* verwendet (KRAUSE 1998, BUJNOCH 2015). Der zweite Chromosomensatz von *D. affinis* wird *D. oreades*, einer diploiden sexuellen Art (Genomformel OO), zugeschrieben. Die Genomformel für *D. affinis* s. str. kann dann mit OS angegeben werden (S für *D. „semiaffinis“*). Sie entspricht der früher verwendeten Genomformel OW, wobei W für ein Genom von *D. wallichiana* steht (FRASER-JENKINS 1980, WIDÉN et al. 1996). Die weiteren Arten sind triploid ($2n = 123$) und vermutlich durch eine länger zurückliegende Hybridbildung zwischen der diploiden *D. affinis* (die offenbar funktionsfähige Antheridien ausbildet und daher als männlicher Elter fungieren kann, vgl. SCHNELLER 1975b) und einer diploiden sexuellen Art entstanden. *D. cambrensis* (Genomformel OOS) enthält vermutlich ein zweites Genom von *D. oreades*, während an der Entstehung von *D. borrieri* (Genomformel COS) die diploide *D. caucasica* (Genomformel CC) beteiligt gewesen sein dürfte. Die dritte triploide Art ist *D. pseudodisjuncta*, von der auf Grund von sekundären Inhaltsstoffen (Phlorogluciden) eine im Prinzip gleiche Abstammung wie bei *D. cambrensis* (allerdings mit genetisch leicht veränderten O-Genomen) angenommen wird (WIDÉN et al. 1996); morphologisch steht sie jedoch *D. borrieri* näher. Eine weitere triploide Sippe ist erst in jüngerer Zeit als *D. lacunosa* beschrieben worden, die auf Grund der Phloroglucid-Zusammensetzung (mindestens) ein Genom von *D. caucasica* enthalten könnte (JESSEN et al. 2011). *D. caucasica* und *D. oreades* sind aber auch gleichzeitig die diploiden Vorstufen der allotetraploiden sexuellen Art *D. filix-mas* (Genomformel CCOO). Auf diese genomische Verwandtschaft ist sowohl die morphologische Ähnlichkeit zwischen *D. filix-mas* und den Sippen des *D. affinis*-Komplexes als auch deren (im Vergleich mit anderen Hybridkombinationen) relativ leichte Kreuzbarkeit zurückzuführen. Je nachdem, ob der diploide oder triploide Cytotyp von *D. affinis* s. l. beteiligt ist, bilden sich tetraploide (*D. ×complexa* Fraser-Jenk.) oder pentaploide Hybriden (*D. ×complanata* Fraser-Jenk., *D. ×convoluta* Fraser-Jenk. bzw. *D. ×critica* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk.).

Die floristische Erforschung des *D. affinis*-Komplexes in Deutschland beginnt in der Mitte des 19. Jahrhunderts mit der Beschreibung von *Aspidium filix-mas* b. *subintegrum* in Band 1 der dreibändigen Flora des Großherzogthums Baden (DÖLL 1857). Dieser Name wird aufgrund der morphologischen Beschreibung und des genannten Vorkommens bei Baden-Baden als ein Synonym von *D. affinis* subsp. *affinis* angesehen (FRASER-JENKINS 2007), eine Interpretation, die stimmig erscheint, da diese Sippe im Nordschwarzwald einen Schwerpunkt ihrer Verbreitung aufweist. Welche der in den folgenden rund 80 Jahren publizierten floristischen Angaben sich auf welche Sippe des *D. affinis*-Komplexes beziehen, ist wegen mangelnder Kenntnis der Sippen sowie mangels ausführlicher morphologischer Beschreibungen der Funde kaum eindeutig zu ermitteln.

Bezogen auf den Harz könnten sich zwar einige Angaben in der Farnpflanzen-Flora von Hildesheim (SEELAND 1938), die auch das Harzgebiet mit abdeckt, auf Sippen des *D. affinis*-Komplexes beziehen, die ersten als eindeutig einzustufenden Nachweise wurden jedoch erst etwas später publiziert. MAATSCH (1942) erwähnt eine Einzelpflanze von „*D. Borrieri*“

(am Weg von Harzburg nach Oker). Aus seiner morphologischen Beschreibung geht eindeutig hervor, dass es sich um eine Pflanze aus dem *D. affinis*-Komplex gehandelt hat. ROTHMALER (1943) führt (unter *D. paleacea*) ebenfalls ein Vorkommen bei Harzburg an (ohne Quellenangabe). HERMANN (1944) berichtet über den Fund einiger Pflanzen bei Lautenthal (unweit Clausthal-Zellerfeld, Landkreis Goslar), die er auf Grund morphologischer Merkmale als „*D. borrieri*“ anspricht, eine korrekte Angabe, wenn man sie auf den *D. affinis*-Komplex bezieht. Diese Angaben wurden später unter dem Erratum „*Dryopteris Borresi*“ von SEELAND (1955) erwähnt. In der Folgezeit mehren sich die Fundmeldungen sowohl aus dem Ostharz (MEINUNGER 1982, HERDAM 1995) als auch aus dem Westharz (GARVE 1994, 2007, BOLLMEIER et al. 2004).

Besonders intensiv hat sich O. Hilmer (Goslar) mit dem *D. affinis*-Komplex im Harz beschäftigt (HILMER 1983, 1984, 1996). Von ihm stammt auch eine spezielle Verbreitungskarte für den Harz, die Nachweise aus 7 Messtischblättern mit insgesamt 8 Vorkommen

Tabelle 1. Übersicht der zum *Dryopteris affinis*-Komplex gehörenden Sippen, welche bisher für das Gebiet der Bundesrepublik Deutschland nachgewiesen wurden; die im Harz und in der näheren Umgebung bekannt gewordenen Sippen sind fett dargestellt. Die Einteilung und Benennung der Sippen folgt FRASER-JENKINS (2007) sowie JESSEN (2017).

Table 1. Overview of the taxa belonging to the *Dryopteris affinis* complex, which have so far been recorded for the territory of the Federal Republic of Germany; taxa known to occur in the Harz mountains and in adjacent areas are shown in bold. The classification and naming of the taxa follows FRASER-JENKINS (2007) and JESSEN (2017).

Diploide Sippen

***D. affinis* (Lowe) Fraser-Jenk. sensu stricto**

D. affinis* subsp. *affinis* var. *affinis

D. affinis subsp. *affinis* var. *disjuncta* (Fomin) Fraser-Jenk.

D. affinis subsp. *punctata* Fraser-Jenk.

Triploide Sippen

***D. borrieri* (Newman) Oberh. et Tavel**

***D. cambrensis* (Fraser-Jenk.) Beitel et W. Buck**

D. cambrensis subsp. *cambrensis*

***D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk.**

***D. lacunosa* S. Jess., Zenner, Chr. Stark & Bujnoch**

D. pseudodisjuncta (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk.

Hybriden mit *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott

Tetraploide Hybriden

D.* × *complexa* Fraser-Jenk. nothosubsp. *complexa

(= *D. filix-mas* × *D. affinis* subsp. *affinis*)

***D.* × *complexa* Fraser-Jenk. nothosubsp. *eschelmuelleri* Fraser-Jenk.**

(= *D. filix-mas* × *D. affinis* subsp. *punctata*)

Pentaploide Hybriden

***D.* × *complanata* Fraser-Jenk.**

(= *D. filix-mas* × *D. pseudodisjuncta*)

D.* × *convoluta* Fraser-Jenk. nothosubsp. *convoluta

(= *D. filix-mas* × *D. cambrensis* subsp. *insubrica*)

***D.* × *critica* (Fraser-Jenk.) Fraser-Jenk.**

(= *D. filix-mas* × *D. borrieri*)

enthält (HILMER 1996). Bemerkenswert ist, dass er in dieser Arbeit außer der häufigen *D. borrieri* bereits *D. cambrensis* (als Unterart eingestuft) an einer Stelle im Westharz nachweist; hier kommt diese Art noch heute vor. Weiterhin berichtet er über ein größeres Vorkommen von *D. borrieri* (als Unterart eingestuft) im Westharz, nämlich entlang des Rehberger Grabens nördlich von St. Andreasberg (Niedersachsen). Mit diesem Bestand hat er sich in der Folgezeit näher beschäftigt und dabei auch Chromosomenzählungen (an Mitosestadien) durchgeführt. Seine Ergebnisse veranlassten ihn dazu, die Pflanzen als hexaploid einzustufen. Das Vorkommen wurde in den Folgejahren intensiv von den Autoren der vorliegenden Arbeit unter Einschluss cytologischer und durchflusszytometrischer Methoden untersucht und als tetraploid befunden.

Insgesamt erwies sich der Harz als ein Eldorado für den *D. affinis*-Komplex, sowohl hinsichtlich der Vielfalt an Sippen und Cytotypen als auch bezüglich der Anzahl von Vorkommen.

2. Material und Methoden

2.1 Vorbemerkungen

Seit 2008 wurden von den Autoren (in kleineren oder größeren Gruppen) mehrfach Exkursionen in den Harz durchgeführt und dabei wiederholt Herbarbelege sowie Proben für durchflusszytometrische Analysen gesammelt. Ein intensiveres Screening erfolgte in den Jahren 2017 und 2018, wobei auch geografische und vegetationskundliche Daten erfasst wurden.

Wie eingangs geschildert, umfasst der *Dryopteris affinis*-Komplex eine Reihe nahe verwandter Sippen einschließlich mehrerer Hybriden mit *D. filix-mas*, die auf Grund der genomischen Verwandtschaft und der mit Polyploidie verknüpften retikulaten Entstehung makromorphologisch nur schwierig zu fassen sind. Selbst führende Experten wie Fraser-Jenkins haben ihre Gliederungsversuche und Sippenabgrenzungen revidieren müssen, vor allem dann, wenn cytologische Befunde nicht bekannt waren oder nicht beachtet wurden (so FRASER-JENKINS 1996). Eine korrekte Identifizierung der Taxa wurde durch eine Kombination von durchflusszytometrischer Bestimmung des Ploidiegrades und mikro- und makromorphologischer Analysen mit Hilfe differenzierender Merkmale erreicht. – Im Folgenden werden vor allem die Ergebnisse detailliert dargestellt, welche für die 30 im Juli 2018 gesammelten Belege erzielt wurden.

2.2 Bestimmung des DNA-Gehaltes

Die Bestimmung des DNA-Gehaltes erfolgte entsprechend des „One-Step“ Protokolls (DOLEŽEL et al. 2007) unter Verwendung des Kernisolationspuffers nach GALBRAITH et al. (1983) unter Zugabe von DNase-freier RNase (50 µg/ml) und Propidiumiodid (50 µg/ml). Als interne Referenzstandards wurden *Pisum sativum* L. subsp. *sativum* convar. *sativum* var. *ponderosum* Alef., Sorte Viktoria, Kifejtő Borsó (IPK Genbank Sortiments-Nr. PIS 630; 9,07 pg/2C), *Hordeum vulgare* L. convar. *vulgare* var. *hybernum* Viborg, Sorte Hohenfinower (IPK Genbank Sortiments-Nr. HOR 82; 10,36 pg/2C) bzw. *Secale cereale* subsp. *cereale* (IPK Genbank Sortiments-Nr. R 737, 16,01 pg/2C) eingesetzt. Verwendet wurde ausschließlich Frischmaterial. Von jeder Aufsammlung wurden 3 verschiedene Isolationen vorgenommen und mit einem CyFlow Space Durchflusszytometer (Sysmex-Partec) vermessen. Der absolute DNA-Gehalt (pg/2C) wurde aus den Mittelwerten der G1-Peaks berechnet.

2.3 Messung von Sporen- und Stomatagrößen

Reife, nicht abortierte (fehlgeschlagene) Sporen mit sichtbaren Ölkörpern und vollständiger Sporenwand wurden in Caedax, Kanadabalsam oder Euparal eingebettet. Vermessen wurden die Längen und Breiten des Exospor (also ohne Perispor; vgl. REICHSTEIN 1981, 1984). Für die Stomata-

Messungen wurde zumeist frisches Wedelmateriale verwendet. Herbarmaterial wurde zur Präparation zunächst in Wasser aufgeweicht. Verwendet wurde die untere Epidermis von Fiederabschnitten aus dem mittleren Teil eines Wedels. Die Epidermis-Stücke wurden in Glycerin-Gelatine eingebettet.

Von den Präparaten wurden zunächst digitale Mikroaufnahmen (1024 x 768 Pixel) bei 400-facher Vergrößerung mit Hilfe eines Leica DM 2500 Mikroskops und einer Leica EC3 Kamera erstellt. Die Messungen erfolgten mit Hilfe der Fiji (ImageJ)-Software (<https://imagej.nih.gov/ij/>) unter Verwendung des „Rotated Rectangle Tools“. Der Umfang einer Stichprobe betrug mindestens 20 Stomata bzw. Sporen; hieraus wurden Mittelwert und Standardabweichung berechnet.

Größenmessungen von Sporen und Stomata wurden bei allen 30 durchflusszytometrisch untersuchten Belegen durchgeführt. Lediglich bei den beiden (tetraploiden und pentaploiden) Primärhybriden wurde auf eine Sporenmessung verzichtet, da bei diesen ein größerer Anteil abortierter Sporen ausgebildet ist und eine sichere Unterscheidung von normalen und fehlgeschlagenen Sporen nicht möglich ist.

Um die Unterschiede zwischen den verschiedenen Sippen bzw. Cytotypen anschaulicher zu gestalten, wurden unter Verwendung der Mittelwerte der einzelnen Aufsammlungen zweidimensionale Punktdiagramme erstellt. Dabei wurde der Bereich, in dem 95 % ($\bar{x} \pm 2s$) der Mittelwerte der einzelnen Cytotypen zu erwarten sind, durch ein Rechteck gekennzeichnet. Die Einzelwerte einer jeden Aufsammlung wurden mit Hilfe des Shapiro-Wilk-Tests auf Normalverteilung geprüft, welche mit hohen Wahrscheinlichkeiten (97,9–99,6 %) bestätigt wurde.

Die Ergebnisse aus dem Harz legen nahe, dass Stomata-Messungen besser geeignet sind, um di- und triploide Sippen zu unterscheiden als Messungen der Sporen. Um zu prüfen, ob sich dies für andere Regionen bestätigen lässt, wurden Daten aus Bayern ausgewertet, die von einem der Mitautoren (AB) ermittelt wurden. In das entsprechende Punktdiagramm wurden die für Bayern erhaltenen Erwartungsbereiche (ohne die einzelnen Messpunkte) als graue Rechtecke eingetragen (Abb. 1b).

2.4 Wedelmorphologie

Von jeder der im Jahr 2018 untersuchten 30 Pflanzen wurden außer Proben für durchflusszytometrische und mikromorphologische Untersuchungen auch komplette Wedel gesammelt. Diese wurden bis zur fotografischen Dokumentation im Kühlschrank gelagert, kurzzeitig (10–20 min) in einer Pflanzenpresse flach zusammengedrückt und schließlich in kleinere Teilstücke zerlegt, deren Unter- und Oberseiten mit einem DIN A3-Flachbettscanner (Plustek OpticSlim 1180) bei maximaler Auflösung (1.200 dpi) eingescannt wurden. Dargestellt werden Ausschnitte aus dem mittleren Bereich der Wedel, möglichst dort, wo die fertilen Fiedern an die sterilen angrenzen.

2.5 Erhebung von Funddaten

Die Informationen über die Vorkommen im Harz (Anhang E1) stammen aus der Literatur, aus eigenen Geländeerhebungen aus den Jahren 2008 bis 2018, aus der Datenbank des Niedersächsischen Landesbetriebs für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN) sowie der Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalts. In der entsprechenden Datenbank für Thüringen sind keine Nachweise aus dem Harz enthalten. Angaben aus diesen Datenbanken sowie aus überregionalen Floren (HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1988, BENKERT et al. 1996, NETPHYD & BfN 2013) wurden nur dann übernommen, wenn sie für das jeweilige Rasterfeld neue Informationen lieferten.

Pflanzen, die weniger als 350 m voneinander entfernt sind, wurden in der Regel als ein zusammengehörender Bestand angesehen und zu einem Eintrag in der Fundortauflistung zusammengefasst.

Um einen Überblick über die Höhenverbreitung zu erhalten, wurden 2018 für alle 30 näher untersuchten Vorkommen der *D. affinis*-Gruppe die Meereshöhe mit Hilfe von Google Earth sowie die Exposition anhand von Messtischblättern ermittelt. Auch die besiedelten Wuchsorte und die häufigeren als Begleiter innerhalb eines Radius von ca. 10 m vorkommenden Gefäßpflanzenarten wurden notiert. Für diese insgesamt 74 Arten wurden die Zeigerwerte (ELLENBERG et al. 2001) ausgewertet, um die Standortverhältnisse näher charakterisieren zu können.

2.6 Erstellung der Verbreitungskarte

Die Kartengrundlage für die Verbreitungskarte (Abb. 3) wurde unter Verwendung des GEO-Informationssystems des BAMF (BUNDESAMT FÜR MIGRATION UND FLÜCHTLINGE, URL: <https://www.bamf.de/DE/Themen/Digitalisierung/WebGIS/webgis-node.html>, Zugriff am 17.01.2019) erstellt und umfasst insgesamt 40 Messtischblätter. Durch diese Abgrenzung blieben einige Harz-nahe im Landkreis Goslar liegende Vorkommen (BOLLMEIER et al. 2004, GARVE 2007) unberücksichtigt. In der Literatur dokumentierte Funde wurden auch dann dargestellt, wenn sie sich auf Messtischblätter oder Quadranten außerhalb der Grenzen des Harzes als naturräumliche Einheit beziehen.

3. Das Untersuchungsgebiet

3.1 Geografische Lage und naturräumliche Gliederung

Der Harz ist das nördlichste deutsche Mittelgebirge und liegt in den Bundesländern Niedersachsen, Sachsen-Anhalt und Thüringen; er hat eine Ausdehnung von rund 100 km in der Länge und von 30–40 km in der Breite. Er bildet eine deutliche Barriere zur Norddeutschen Tiefebene und fällt nach Norden und Westen schroff ab. Im Süden ist der Abfall weniger steil; nach Südosten geht der Harz allmählich in das Mansfelder Hügelland über. Er wird als eigener Naturraum definiert, der nach HÖVERMANN (1963) und SPÖNEMANN (1970) in den Oberharz, Hochharz, Unterharz und die Östliche Harzabdachung untergliedert wird. Heute wird zum Teil auch der Mittelharz als eigene naturräumliche Einheit abgetrennt (DIERSCHKE & KNOLL 2002).

Der Oberharz erhebt sich etwa 300–400 m steil über sein Umland und umfasst die submontane und montane Höhenstufe bis ca. 700 m. Er ist gekennzeichnet durch steile Gebirgsflanken, ausgedehnte Plateaulagen und tief eingeschnittene Täler. Große Flächen sind von Buchen-, Buchenmischwäldern und Forsten bedeckt. Montanes Grünland findet sich vor allem auf den Plateaus um die Oberharzer Bergstädte herum. Als inselförmiges Areal auf dem Oberharz ist der Hochharz das zentrale Bergland mit Höhen über ca. 700 m und geringer Zertalung. Ausgedehnte Moorflächen, hochmontane Fichten-Wälder mit Granitklippen und Blockhalden sind kennzeichnend für das Gebiet. Der höchste Berg ist mit 1141 m der Brocken mit seiner baumfreien Kuppe. Im Unterharz gibt es nur wenige höhere Berge, aber mehrere Hochflächen, die von Flüssen und Bächen zum Teil stark zertalt sind. Der Naturraum verfügt über größere montane und submontane Laubwälder, Kulturgrasland und nach Osten zunehmend auch über Ackerland und Obstanbauflächen. Die Östliche Harzabdachung zeigt bereits landschaftliche Übergänge zwischen dem Unterharz und dem südöstlichen Harzvorland. Diese sanftwellige und abwechslungsreiche Landschaft ist bewaldet oder mit Acker- und Grünlandflächen versehen.

3.2 Geologie und Böden

Der Harz ist ein Bruchschollengebirge und ragt in Form einer Pultscholle über sein Umland hinaus. Es gibt hier viele geologische Formationen auf engem Raum (NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ 2011). Im Karbon erhob sich der Harz als Teilstück des variskischen Gebirges aus dem Urmeer. Die gefalteten Gesteine des Erdaltertums (Grauwacken, Tonschiefer, Diabase, Quarzite und Kalke) traten zu Tage. Ferner bildeten sich die magmatischen Tiefengesteine Gabbro und Granit, an den Kontaktzonen entstanden Hornfelse (KISON et al. 2017). Zu Beginn des Erdmittelalters wurde das Urgebirge fast vollständig eingeebnet und sank unter den Meeresspiegel. In der Oberen Kreidezeit wurde der Harz wieder emporgehoben und die alte Gebirgsmasse in nördlicher Richtung auf die jüngeren Schichten überschoben, sodass er durch Aufrichtungen und Überkippen der Harzrandschichten steil aus dem Flachland aufsteigt und dort geologisch besonders markante Formen aufweist (NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ 2014).

In den Lagen über 600 m kommen vorwiegend sehr arme Silikatgesteine wie Brockengranit, Hornfels, Kieselschiefer und Acker-Bruchberg-Quarzit vor. Darunter dominieren Tonschiefer und Grauwacken, an einigen Stellen gibt es auch basenreichere Diabas- und Kalksteinvorkommen (NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ 2011). Im Harz herrschen Gesteinsverwitterungsböden vor. Granit und

starke Grusdecken haben einen geringen Nährstoffgehalt und die Böden sind oft sauer. Podsole und podsolierte Braunerden sind charakteristische Bodentypen. Unter den Kammlagen befinden sich Braunerden, Nassböden und wenig Löss. Bedingt durch Fichten-Anpflanzungen leidet der Harz unter einer verstärkten Versauerung, ferner unter luftbürtigen Stickstoffeinträgen (KARSTE et al. 2011a, b; SCHINDLER et al. 2017).

3.3 Klima

Das Harzgebirge hat ein relativ raues und kühles Klima mit großen Niederschlagsmengen und hoher Luftfeuchtigkeit. Die Luvseite ist stärker atlantisch, die Leeseite mehr kontinental geprägt. Die Höhenstufen liegen enger zusammen und 100–200 m tiefer als in Süddeutschland. Dies wirkt sich auch auf das Lokalklima und die Pflanzendecke aus (DIERSCHKE & KNOLL 2002). Bedingt durch den Klimawandel steigt seit Jahrzehnten die Jahresmitteltemperatur an. Die Klimadaten der Wetterstationen im Harz weisen auf eine Zunahme der Sonnentage sowie auf eine Abnahme der Frost- und Eistage hin (BAUMANN 2014). Aufgrund hoher Niederschläge ist der Harz eines der wasserreichsten Mittelgebirge in Deutschland. Auf dem Brocken fallen über 1800 mm im Jahr, im Ober- und Hochharz 1100 mm bis 1600 mm. Im Unterharz und im Bereich der Östlichen Harzabdachung macht sich der Regenschatten des Hochharzes deutlich bemerkbar. In diesen Bereichen und auch im östlichen und südöstlichen Harzvorland (Mitteldeutsches Trockengebiet) betragen die Jahresniederschläge nur noch ca. 450–600 mm und das Klima ist stärker kontinental getönt. Bedeutsam ist auch der Wind als Klimafaktor. Es herrschen Winde aus Südwest bis West vor, die auf dem Brocken mit Orkanböen mit bis zu 263 km/h ihre höchsten Geschwindigkeiten erreichen.

4. Identifizierung der Sippen

4.1 Kern-DNA-Gehalte und Ploidiestufen

Mit Hilfe der Durchflusszytometrie konnten für den Harz alle 4 aus Europa bekannten Ploidiestufen des *Dryopteris affinis*-Komplexes (di-, tri-, tetra- und pentaploid) nachgewiesen werden (Tab. 2). Die diploide *D. affinis* s. str. weist einen durchschnittlichen DNA-Gehalt von 16,7 pg/2C auf und wurde durch morphologische Untersuchungen (vgl. Abschnitt 4.3) mit Ausnahme von Beleg H 30/18 als subsp. *affinis* identifiziert. Die beiden anderen aus Deutschland bekannten Sippen, subsp. *affinis* var. *disjuncta* sowie *D. affinis* subsp. *punctata*, konnten von uns im Harz nicht nachgewiesen werden. Bemerkenswert ist die Konstanz der Genomgröße bei subsp. *affinis*. Pflanzen aus verschiedenen Bundesländern (NW, NI, RP), aber auch von Italien oder gar Madeira weisen mit Werten von 16,7–16,9 pg/2C gleich hohe Kern-DNA-Gehalte auf (Fuchs et al., in Vorbereitung).

Als triploid erwiesen sich drei Sippen, die durch morphologischen Vergleich als *D. borrieri*, *D. cambrensis* subsp. *insubrica* sowie *D. lacunosa* identifiziert wurden (Tab. 2). Auffällig ist die Übereinstimmung der Genomgrößen bei allen triploiden Sippen, die in einem Bereich von 24,4–24,8 pg/2C (Mittelwerte) eng zusammenliegen. Soweit Vergleichsdaten vorliegen, sind auch in diesen Fällen keine geographisch bedingten Schwankungen erkennbar. So wurden für 15 Vorkommen von *D. borrieri* in NRW im Durchschnitt 24,5 pg/2C ermittelt, für *D. cambrensis* aus Italien und Österreich 24,6 pg/2C (Fuchs et al., in Vorbereitung). Die von EKRT et al. (2009) für Tschechien angegebenen Werte liegen mit 26,0 pg/2C für *D. borrieri* bzw. 25,2 pg/2C für *D. cambrensis* etwas höher als die unsrigen.

Außer der weit verbreiteten allotetraploiden Art *D. filix-mas*, die zu Vergleichszwecken mit untersucht wurde, konnten zwei weitere tetraploide Sippen nachgewiesen werden (Tab. 2), nämlich die bereits in der Einleitung erwähnten bestandsbildenden Pflanzen am Rehberger Graben (in der Tabelle als „*D. affinis* s. l.“ bezeichnet) und eine Einzelpflanze,

Tabelle 2. Länge und Breite [μm] der Sporen (Spo.-L., Spo.-B.) und Stomata (Sto.-L., Sto.-B.) sowie Kern-DNA-Gehalt [$\text{pg}/2\text{C}$] der 30 im Jahr 2018 untersuchten Pflanzen (vgl. Anhang E1); für jede Sippe ist der Gesamtmittelwert (\bar{x}) und (wenn von einer Sippe mehrere Pflanzen vermessen wurden) die Standardabweichung (s) angegeben; *: Sippe vom Rehberger Graben.

Table 2. Length and width [μm] of spores (Spo.-L., Spo.-B.) and stomata (Sto.-L., Sto.-B.) as well as nuclear DNA amount [$\text{pg}/2\text{C}$] of the 30 plants investigated in the year 2018 (cf. Supplement E1); the total mean (\bar{x}) and (if several plants of the same taxon were measured) the standard deviation (s) is given for each taxon; *: taxon at the „Rehberger Graben“.

Beleg Nr.	Taxon	Spo.-L. [μm]	Spo.-B. [μm]	Sto.-L. [μm]	Sto.-B. [μm]	DNA- Gehalt [pg]
H 01/18	<i>D. affinis</i> ssp. <i>affinis</i>	45,5	30,7	46,8	31,7	16,48
H 11/18	<i>D. affinis</i> ssp. <i>affinis</i>	40,7	28,7	48,8	30,8	16,85
H 13/18	<i>D. affinis</i> ssp. <i>affinis</i>	38,7	27,0	46,1	30,6	16,61
H 30/18	<i>D. affinis</i> s. str.	45,4	28,1	45,0	29,5	16,74
$\bar{x} \pm s$		42,6 \pm 3,5	28,6 \pm 1,9	46,7 \pm 1,4	30,7 \pm 0,6	16,67 \pm 0,2
H 02/18	<i>D. borrieri</i>	46,1	31,8	53,5	34,6	24,61
H 05/18	<i>D. borrieri</i>	51,4	32,0	49,8	35,2	24,69
H 06/18	<i>D. borrieri</i>	53,1	34,3	49,9	35,3	24,57
H 07/18	<i>D. borrieri</i>	51,2	34,2	53,7	35,0	24,14
H 10/18	<i>D. borrieri</i>	55,1	35,3	50,7	35,7	25,01
H 22/18	<i>D. borrieri</i>	45,2	30,1	54,4	35,7	24,93
H 23/18	<i>D. borrieri</i>	50,1	31,9	54,9	35,0	24,84
H 25/18	<i>D. borrieri</i>	45,9	31,6	50,6	38,2	24,81
H 27/18	<i>D. borrieri</i>	52,7	33,9	54,5	37,1	24,85
H 28/18	<i>D. borrieri</i>	49,1	32,0	51,7	37,0	24,98
H 29/18	<i>D. borrieri</i>	48,4	31,9	54,3	34,5	24,91
$\bar{x} \pm s$		49,8 \pm 3,1	32,6 \pm 1,5	52,7 \pm 2,0	35,8 \pm 1,2	24,73 \pm 0,3
H 04/18	<i>D. cambrensis</i> subsp. <i>insubrica</i>	50,1	34,8	51,8	36,0	24,42
H 03/18	<i>D. lacunosa</i>	51,1	33,8	49,4	33,3	24,95
H 16/18	<i>D. lacunosa</i>	47,5	32,0	49,2	33,8	24,73
H 26/18	<i>D. lacunosa</i>	45,5	31,8	50,1	35,1	24,83
$\bar{x} \pm s$		48,0 \pm 2,8	32,5 \pm 1,1	49,6 \pm 0,5	34,1 \pm 0,9	24,84 \pm 0,1
H 14/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	54,8	38,0	61,4	39,1	31,92
H 15/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	54,5	37,7	58,5	36,7	32,63
H 17/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	57,1	39,6	65,6	39,9	32,43
H 18/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	55,6	40,0	62,5	39,6	31,84
H 19/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	57,9	39,2	62,2	40,2	32,85
H 20/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	62,7	41,9	63,1	40,2	32,47
H 21/18	<i>D. affinis</i> s. l.*	56,7	39,7	61,2	38,6	32,48
$\bar{x} \pm s$		57,0 \pm 2,8	39,4 \pm 1,4	62,7 \pm 1,6	39,1 \pm 1,3	32,38 \pm 0,4
H 09/18	<i>D. filix-mas</i>	40,1	26,3	62,1	40,9	32,36
H 24/18	<i>D. filix-mas</i>	44,4	28,5	59,7	40,0	31,74
$\bar{x} \pm s$		42,3 \pm 3,0	27,4 \pm 1,6	60,9 \pm 1,7	40,5 \pm 0,5	32,05 \pm 0,4
H 12/18	<i>D. ×complexa</i> nothosubsp. <i>complexa</i>	–	–	61,4	40,2	32,47
H 08/18	<i>D. ×critica</i>	–	–	66,4	43,4	40,16

die mit großer Wahrscheinlichkeit eine vor Ort entstandene Hybride zwischen *D. affinis* subsp. *affinis* und *D. filix-mas* (also *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa*) darstellt. Auch diese beiden tetraploiden Sippen haben mit mittleren Werten von 32,4–32,5 pg/2C sehr ähnliche Kern-DNA-Gehalte. Vergleichswerte für *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa* existieren aus NRW; mit einem Mittelwert von 32,6 pg/2C (Fuchs et al., in Vorbereitung) stimmen sie sehr gut mit der Hybridpflanze aus dem Harz überein.

Schließlich wurde noch eine Einzelpflanze der pentaploiden Hybride *D. ×critica* untersucht, welche sehr wahrscheinlich aus *D. borrieri* und *D. filix-mas* vor Ort entstanden ist. Sie weist mit 40,2 pg/2C eine ähnliche Genomgröße auf wie eine entsprechende Hybridpflanze aus NRW, für die 39,6 pg/2C ermittelt wurde (Fuchs et al., in Vorbereitung). EKRT et al. (2009) geben für tschechische Pflanzen einen Wert von 40,8 pg/2C an, welcher sehr gut mit dem unsrigen übereinstimmt.

4.2 Maße der Sporen und Stomata

Das als Kern-Plasma-Relation bezeichnete Volumenverhältnis von Zellkern und Cytoplasma pflanzlicher Zellen ist in der Regel konstant. Dies hat zur Folge, dass es bei Polyploidisierungsvorgängen zu einer Zellvergrößerung kommt, die auch bei Sporen und Stomata erkennbar ist (BARRINGTON et al. 1986). Messungen dieser Strukturen sind leicht durchzuführen und auch bei Herbarbelegen möglich, sofern sie geeignetes Sporenmateriale enthalten. Daher wird die Größe der Sporen und (seltener) Stomata zur Identifizierung der Cytotypen innerhalb von Polyploid-Komplexen verwendet, so etwa bei *Asplenium* (REICHSTEIN 1984, EKRT & ŠTECH 2008) und *Polystichum* (DOSTÁL & REICHSTEIN 1984, BARRINGTON et al. 1986, BIZOT et al. 2016). – Die von uns für den *D. affinis*-Komplex erhaltenen Daten sind in Tabellenform (Tab. 2) sowie in zweidimensionalen Punktdiagrammen für Sporen und Stomata dokumentiert (Abb. 1a und b).

Wie bei den Kern-DNA-Gehalten ergibt sich auch für die mikromorphologischen Messwerte eine Zunahme mit wachsendem Ploidiegrad. So steigen die durchschnittlichen Sporenlängen von rund 43 µm bei der diploiden *D. affinis* s. str. auf etwa 48–50 µm bei den triploiden Arten (*D. borrieri*, *D. cambrensis* und *D. lacunosa*) und erreichen 57 µm bei der tetraploiden Sippe vom Rehberger Graben. Die Werte der Sporenbreiten fallen insgesamt etwas niedriger aus, zeigen aber ähnliche Cytotyp-abhängige Zuwächse wie die Sporenlängen (von durchschnittlich rund 29 µm bei *D. affinis* s. str. bis auf fast 40 µm bei der tetraploiden Sippe). Im Vergleich zu den apomiktischen Sippen sind die Werte für die tetraploide *D. filix-mas* deutlich niedriger. Dies hängt damit zusammen, dass es sich bei den Sporen dieser sich sexuell vermehrenden (tetraploiden) Art um reduzierte (diploide) Meiosporen handelt, während die apomiktischen Sippen unreduzierte (di-, tri- oder tetraploide) Diplosporen ausbilden. Die Sporengrößen von *D. affinis* s. str. und *D. filix-mas* stimmen daher recht gut überein.

Ein entsprechendes Bild ergibt sich auch für die Stomata, deren Längen von im Mittel rund 47 µm auf etwa 66 µm und mittleren Breiten von fast 31 µm auf etwa 43 µm dem Ploidiegradienten folgend ansteigen. Die Stomata wurden (im Gegensatz zu den Sporen) auch bei den beiden Primärhybriden (*D. ×complexa* und *D. ×critica*) vermessen. Sie liegen bei *D. ×complexa* genau im Bereich der beiden anderen tetraploiden Sippen, während die pentaploide *D. ×critica* sich durch deutlich höhere Werte von diesen absetzt. Bei *D. filix-mas* stimmen die Ausmaße der Stomata weitgehend mit denjenigen der anderen tetraploiden Sippen überein.

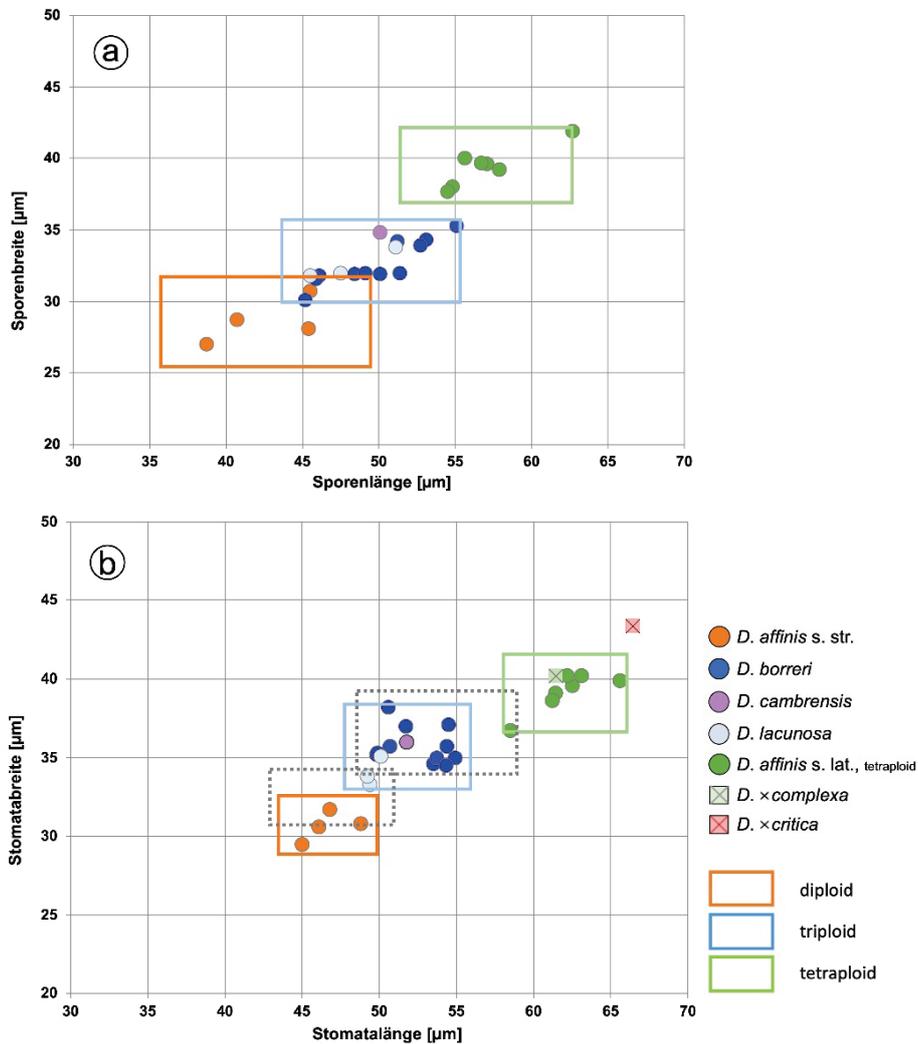


Abb. 1. Korrelation zwischen Länge und Breite von **a)** Sporen und **b)** Stomata bei den im Jahr 2018 gesammelten Pflanzenproben. Dargestellt sind die Mittelwerte der einzelnen Aufsammlungen; der Bereich, in dem 95 % ($\bar{x} \pm 2s$) aller Einzelwerte der jeweiligen Cytotypen zu erwarten sind, ist durch ein Rechteck gekennzeichnet. Bei den Stomatagrößen sind zusätzlich die Erwartungsbereiche angegeben (graue Rahmen), die für di- und triploide Sippen in Bayern ermittelt wurden (siehe Text).

Fig. 1. Correlation between length and width of **a)** spores and **b)** stomata in the plant samples collected in 2018. The mean values of the individual samples are shown; the area in which 95% ($\bar{x} \pm 2s$) of all individual values of the respective cytotype is to be expected is marked by a rectangle. In the case of the stomata sizes, additionally the expected ranges are given (gray frame) determined for di- and triploid taxa growing in Bavaria (see text).

Wiederum in Übereinstimmung mit den Kern-DNA-Gehalten ergeben sich bei den Ausmaßen von Sporen und Stomata keine nennenswerten Unterschiede zwischen den drei triploiden Arten. Für deren Unterscheidung muss auf makromorphologische Merkmale zurückgegriffen werden (vgl. das folgende Kapitel).

Die Zusammenhänge dieser Messgrößen sind in zwei Punktdiagrammen (Abb. 1a und b) veranschaulicht, die zugleich auch den 95 %-Erwartungsbereich ($\bar{x} \pm 2s$) für die Ausmaße von Sporen und Stomata bei den drei Cytotypen (di-, tri- und tetraploid) zeigen. Für die Sporen ergibt sich bei den di- und triploiden Sippen eine deutliche Überlappung. Längen von 43–49 μm und Breiten von 30–32 μm erlauben also keine eindeutige Aussage über den Cytotyp. Bei allen drei Ploidiestufen wird eine breite Streuung innerhalb des Erwartungsbereichs erkennbar, extreme Messwerte können also durchaus auftreten. Der tetraploide Cytotyp (Sippe vom Rehberger Graben) ist (wie bei den Sporen) deutlich von den triploiden Sippen abgesetzt, und die pentaploide *D. ×critica* liegt außerhalb des Erwartungsbereichs der tetraploiden Sippe.

Während Sporenmessungen für die Ermittlung des Cytotyps also nur bedingt geeignet sind, erscheinen Stomatamessungen auf den ersten Blick aussagekräftiger. Es sollte jedoch bedacht werden, dass die Rahmen den 95 %-Erwartungsbereich markieren und damit 5 % aller Messpunkte außerhalb des Rahmens liegen (können). Hinzu kommt, dass offenbar regionale Unterschiede bei den Stomatamaßen existieren. Messungen, die mit derselben Methodik in Bayern von einem der Autoren (AB) durchgeführt wurden, zeigen auch bei den Stomata Überlappungen. Um dies zu veranschaulichen, wurden die für die di- und triploiden Cytotypen aus Bayern erhaltenen 95 %-Erwartungsbereiche in Abbildung 1b hinzugefügt und grau dargestellt. Als Ursache für solche regionalen Unterschiede kommen genetische Faktoren in Frage, vermutlich haben aber Standortfaktoren, vor allem der Strahlungseffekt, einen größeren Einfluss. Dass Sonnen- und Schattenblätter unterschiedliche Stomatadichten (Anzahl Stomata pro Blattfläche) selbst innerhalb eines Individuums aufweisen, ist vor allem bei Gehölzen seit Langem bekannt. Durch die unterschiedliche Dichte ändert sich auch die Größe der Stomata. Als Beispiel sei die Robinie (*Robinia pseudoacacia*) genannt, bei der die Stomata der Schattenblätter 5 μm länger sind als diejenigen der Sonnenblätter (FREY & LÖSCH 2004).

Sporen- und Stomatagrößen wurden bei Sippen aus dem *D. affinis*-Komplex bereits mehrfach publiziert (so von BÄR & ESCHMÜLLER 1986, JÄGER & LEONHARDS 1995, EKRT et. al. 2009, BIZOT 2015). Auch diese Arbeiten belegen, dass sich die für alle Einzelmessungen und Proben berechneten Gesamtmittelwerte der Ploidiestufen unterscheiden. Vor allem bei den Sporen ist aber die Streuung zwischen den einzelnen Pflanzen so groß, dass nicht in jedem Einzelfall eine eindeutige Zuordnung zu einem Cytotyp möglich ist.

4.3 Wedelmorphologie

Wichtige Merkmale zur Unterscheidung der Sippen des *D. affinis*-Komplexes sind: Konsistenz und Glanz der Spreite, Beschuppung von Stiel und Rhachis, Gestalt der Fiederabschnitte, Ausmaß und Intensität der Färbung am Ansatz der Fiedern sowie Beschaffenheit der Indusien (Schleier) und ihr Verhalten bei der Reifung der Sori. Jüngere und sterile Pflanzen sind in der Regel nicht eindeutig zu bestimmen. Hybriden mit *D. filix-mas* sind meist an ihrem Heterosis-Effekt (bei älteren Pflanzen), vor allem aber mikroskopisch durch einen deutlich erhöhten Anteil abortierter Sporen zu erkennen.

Im Folgenden werden die 7 im Harzgebiet von uns nachgewiesenen Sippen aus dem *D. affinis*-Komplex sowie *D. filix-mas* in Form von Scans der Ober- und Unterseite aus dem mittleren Bereich der Wedel abgebildet; die wichtigsten Merkmale werden stichwortartig beschrieben. Bei einigen der untersuchten Pflanzen wurden untypische Merkmalskombinationen festgestellt. Dies betrifft zunächst 3 Pflanzen, die in Anhang E1 (#1, #43 und #49) als *D. borrieri* bezeichnet wurden. Die im Bereich des Rehberger Grabens bei St. Andreasberg

nachgewiesenen tetraploiden Pflanzen (Tab. 2 sowie Anhang E1, #34–#40) stimmen zwar makromorphologisch mit der ebenfalls tetraploiden Primärhybride zwischen *D. filix-mas* und *D. affinis* subsp. *affinis* (*D. ×complexa* nothosubsp. *complexa*) weitgehend überein (Abb. 2b), unterscheiden sich aber davon durch überwiegend gut ausgebildete Sporen sowie vor allem dadurch, dass sie bestandsbildend und nicht in isolierten Einzelexemplaren auftreten. Da für diese Sippe kein eindeutiger Name ermittelt werden konnte, wurde sie als „*D. affinis* s. l. (tetraploid)“ bezeichnet; im Text wurde hierfür auch die Bezeichnung „Rehberger-Sippe“ verwendet. Schließlich sei noch darauf verwiesen, dass von den vier als diploid befundenen Pflanzen (*D. affinis* s. str.) drei der subsp. *affinis* zugeordnet werden konnten (Anhang E1, # 20, #53 und #54), während die vierte (Anhang E1, # 14) eine nicht typische Merkmalskombination aufwies und daher auf eine Angabe der Unterart verzichtet wurde.

***Dryopteris affinis* subsp. *affinis* (diploid) (Abb. 2a–1)**

Spreite ledrig, oberseits stark glänzend; Stiel und Unterseite der Rhachis dicht mit schmalen Spreuschuppen besetzt, diese mehr oder weniger abstechend und nicht anliegend, in der Regel hell- bis (besonders an ihrer Basis) dunkelbraun, oft mit einem schwachen Rotstich; Stiel der Fiedern intensiv blau bis dunkelviolet gefärbt; Fiederabschnitte durch schmale Lücken voneinander getrennt, annähernd U- oder auch parabelförmig; Zähnchen an den Seiten der Fiederabschnitte unscheinbar, im apikalen Bereich oft abgerundet; vor allem die Oberseite der Fiederabschnitte mit bis fast an den Rand reichenden eingesenkten und annähernd parallelen Furchen durchzogen (Aderung); Unterseite der Fiederabschnitte ohne Drüsen; Rhachis nicht oder nur wenig von den Basallappen der untersten Fiederabschnitte bedeckt; Sori relativ klein; Schleier fest, hochgewölbt, nicht selten radial einreißend und nach der Sporenreife nicht oder kaum geschrumpft, oft den Winter über auf dem Sorus verbleibend. Sporen überwiegend normal gestaltet.

***Dryopteris borrieri* (triploid) (Abb. 2a–2)**

Spreite weicher als bei *D. affinis* s. str., oberseits schwach glänzend bis matt; Schuppenkleid an Stiel und Unterseite der Rhachis locker ausgebildet; Spreuschuppen an der Stielbasis oft breit und geknittert, auch an der Rhachis nicht schmal, überwiegend anliegend und nicht deutlich abstechend, hell- bis mittel-, aber nie rotbraun; Stiel der Fiedern nur am Ansatz an der Rhachis blau gefärbt (Intensität variabel); Fiederabschnitte annähernd U- bis parabelförmig, etwas voneinander entfernt, manchmal auch seitlich überlappend, nicht selten mit gewellter Struktur, apikal gestutzt oder seltener stumpf- bis spitzbogig; Fiederabschnitte an den Seiten mit kleinen bis groben Zähnen, gelegentlich sogar fiederlappig; apikale Zähne zum Teil fehlend, wenn vorhanden, zugespitzt bis abgestumpft, oft schief geschnitten; Oberseite der Fiederabschnitte nicht oder nur wenig gefurcht; Rhachis nur wenig von den Basallappen der untersten Fiederabschnitte bedeckt; Schleier dünn, nach der Sporenreife trichterförmig geschrumpft, meistens bis zum Herbst abfallend; Sporen überwiegend normal gestaltet.

***Dryopteris cambrensis* subsp. *insubrica* (triploid) (Abb. 2a–3)**

Spreite ledrig, oberseits stark glänzend; Schuppenkleid an Stiel und Unterseite der Rhachis weniger dicht ausgebildet als bei *D. affinis* s. str.; Spreuschuppen an Stiel und Rhachis schmal, nicht anliegend, in der Regel rotbraun; im mittleren und oberen Stielbereich neben vielen kurzen wenige mittellange und einige schmale, auffallend lange und spiralig verdrehte abstehende Spreuschuppen; Stiel der Fiedern intensiv blau bis dunkelviolet gefärbt; Fiederabschnitte U-förmig, an ihrem Ende gleichmäßig abgerundet, gedrängt nebeneinander liegend bis schwach seitlich überlappend; Zähnchen lateral unscheinbar, apikal klein und spitz, die seitlichen davon auffallend nach außen gebogen; die basalen Fiederabschnitte einen großen Teil der Rhachis bedeckend; Unterseite der Fiederabschnitte, vor allem auf den Adern, mit kleinen Stieldrüsen (Lupe!); Schleier hochgewölbt, nicht selten radial einreißend und nach der Sporenreife kaum geschrumpft, erst ab Herbst vom Sorus abfallend; Sporen überwiegend normal gestaltet.

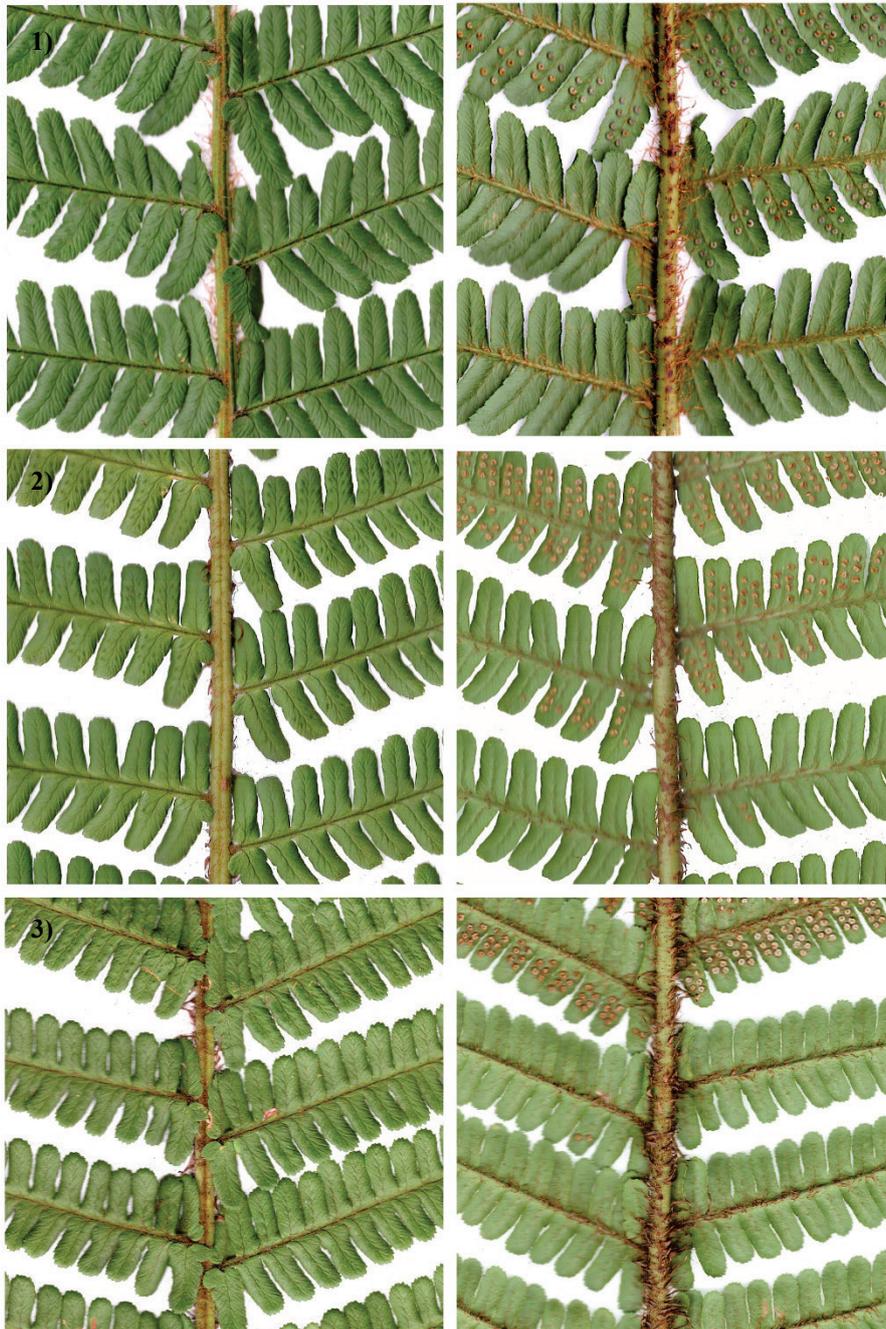


Abb. 2a. Scans aus dem mittleren Bereich der Wedel (Oberseite links, Unterseite rechts) von:

Fig. 2a. Scans from the central part of the fronds (upper side left, lower side right) of:

- 1) *D. affinis* subsp. *affinis* (Anhang E1: #54, H 13/18);
- 2) *D. borrieri* (Anhang E1: #25, H 05/18);
- 3) *D. cambrensis* subsp. *insubrica* (Anhang E1: #28, H 04/18).

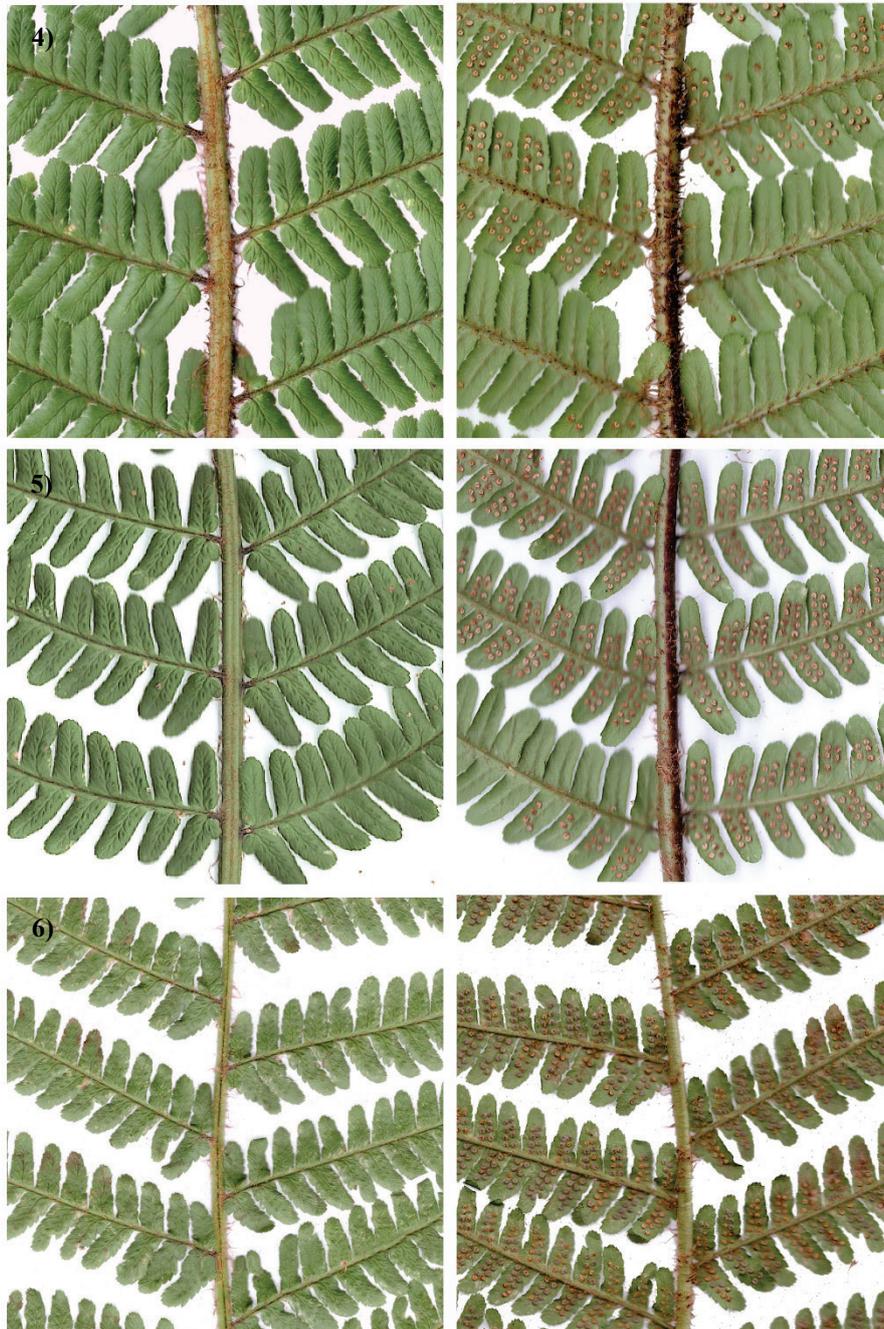


Abb. 2b. Scans aus dem mittleren Bereich der Wedel (Oberseite links, Unterseite rechts) von:

Fig. 2b. Scans from the central part of the fronds (upper side left, lower side right) of:

4) *D. lacunosa* (Anhang E1: #46, H 26/18);

5) *D. affinis* s. l. (tetraploid) (Anhang E1: #37, H 18/18);

6) *D. xcomplexa* nothosubsp. *complexa* (Anhang E1: #55, H 12/18).

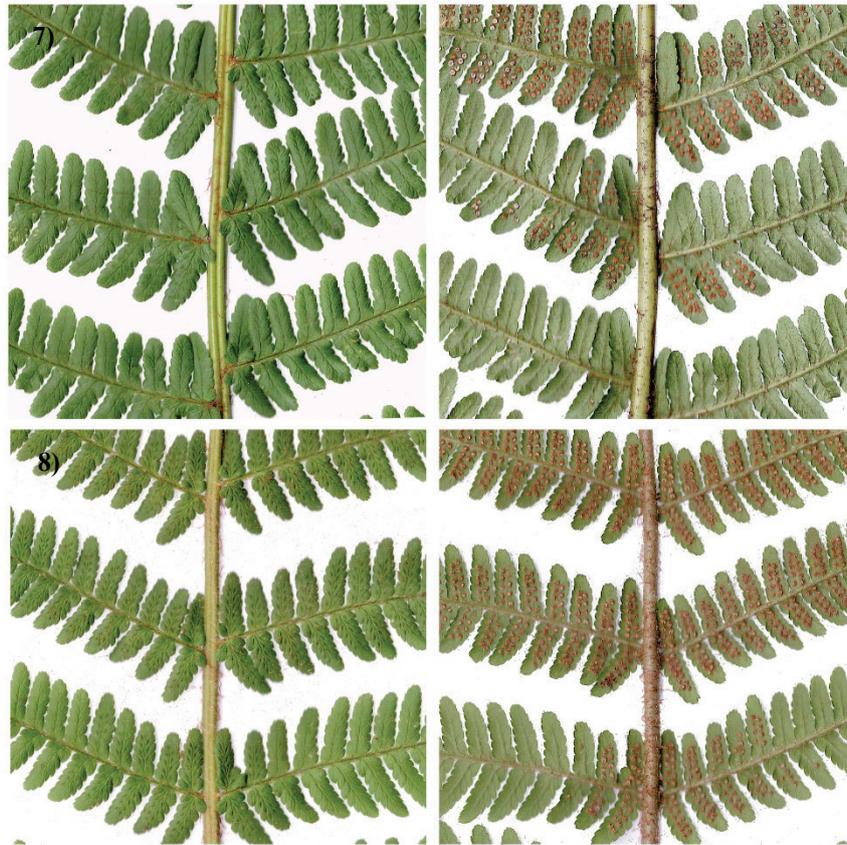


Abb. 2c. Scans aus dem mittleren Bereich der Wedel (Oberseite links, Unterseite rechts) von:

Fig. 2c. Scans from the central part of the fronds (upper side left, lower side right) of:

7) *D. xcritica* (Anhang E1: #30, H 08/18);

8) *D. filix-mas* (Anhang E1: #29, H 09/18).

***Dryopteris lacunosa* (triploid) (Abb. 2b–4)**

Spreite nur schwach ledrig, oberseits wenig glänzend bis matt; Schuppenkleid an Stiel und Rhachis locker ausgebildet; Schuppen durchweg klein und schmal, an ihrer Basis dunkel- bis schwarzbraun, nie mit Rotstich; Stiel der Fiedern mit intensiver, ausgedehnter Blaufärbung (bis in die Fiederspindel reichend); Fiederabschnitte durch weite bis schmalere Lücken voneinander getrennt, nicht breit der Fiederspindel ansitzend, sondern durch Einschnitte verschmälert; Spreite oberseits im Bereich der Aderung eingetieft; seitlicher Rand der Fiederabschnitte teilweise parallel zueinander verlaufend, fiederlappig oder mit groben und zumeist zweispitzigen Zähnen versehen; Fiederabschnitte apikal gestutzt bis bogenförmig mit ungleich großen, sägezahnartigen spitzen Zähnen; die basalen Fiederabschnitte mit deutlichem Abstand zur Rhachis; Schleier dünn, nach der Sporenreife schrumpfend; Sporen überwiegend normal gestaltet.

***Dryopteris affinis* s. l. (tetraploid) (Abb. 2b–5)**

Spreite weich, Wedel makromorphologisch nicht von *D. xcomplexa* zu unterscheiden und Anklänge an *D. filix-mas* zeigend; Spreuschuppen am Stiel und auf der Rhachisunterseite spärlich, kürzer als bei den oben dargestellten Sippen, mittelbraun und zumeist nicht deutlich abstechend; Stiel der Fiedern

grün oder schwach blau gefärbt; Fiederabschnitte lateral mit groben Zähnen, basale Fiederabschnitte zumeist deutlich voneinander entfernt, die Rhachis nicht überdeckend; Schleier dünn, nach der Sporenreife bald schrumpfend; mehr als 70 % der Sporen normal gestaltet.

***Dryopteris* × *complexa* nothosubsp. *complexa* (tetraploid) (Abb. 2b–6)**

Spreite kaum ledrig; makromorphologisch nicht von vorhergehender Sippe zu unterscheiden und Anklänge an *D. filix-mas* zeigend; Stiel der Fiedern recht kurz, blaue Färbung fehlend bis schwach ausgeprägt; mehr als 80 % der Sporen abortiert.

***Dryopteris* × *critica* (pentaploid) (Abb. 2c–7)**

Spreite weich; makromorphologisch vorhergehender Sippe ähnlich, aber deutlichere Anklänge an *D. filix-mas* zeigend; Stiel der Fiedern grün, zuweilen auch mit grauer bis blauer Färbung; Fiederabschnitte lateral fiederlappig bis grobzählig; mehr als 80 % der Sporen abortiert.

***Dryopteris filix-mas* (tetraploid) (Abb. 2c–8)**

Spreite weich, oberseits matt; Schuppenkleid am Stiel und auf der Unterseite der Rhachis schütter; Schuppen meist mittel- bis hellgelbbraun, viele der Rhachis anliegend; Stiel der Fiedern grün, nicht blau gefärbt; Fiederabschnitte etwas voneinander entfernt, parabelförmig, ihr Ende spitz- bis stumpfbogig, im Bereich der Aderung oberseits höchstens schwach eingetieft; Fiederabschnitte nicht breit an der Fiederspindel ansitzend, sondern zumeist durch Einschnitte verschmälert, lateral mit Lappen oder auch groben Zähnen, die zwei Spitzchen aufweisen wie bei *D. lacunosa*; basale Fiederabschnitte etwas von der Rhachis entfernt, die Basallappen die Rhachis höchstens schwach bedeckend; Schleier dünn, schon zur Sporenreife stark schrumpfend und bald abfallend; Sporen ganz überwiegend (> 95 %) normal gestaltet.

5. Vorkommen und Verbreitung im Harz

Der Harz bildet als das nordöstlichste Mittelgebirge in Deutschland einen zum Tiefland hin vorgeschobenen Arealrandbereich für die überwiegend montan verbreitete *Dryopteris affinis*-Gruppe. Im nördlich und östlich an den Harz anschließenden Harzvorland sowie im gesamten Tiefland von Nord- und Nordostdeutschland fehlen Vertreter der Artengruppe oder sind sehr selten (vgl. THIEL 2015). Auch aus dem südlich angrenzenden Harzvorland und Thüringer Becken sind keine Nachweise bekannt. Nur im stärker atlantisch geprägten Weser-Leine-Bergland und Eichsfeld im Westen des Harzes gibt es weitere Vorkommen und Verbindungen zum Hauptareal in den montanen Lagen Süd- und Westdeutschlands (DICKORÉ et al. 2008, NETPHYD & BFN 2013, JESSEN 2017). Auch im Harz selbst befinden sich die meisten Vorkommen im stärker atlantisch und durch hohe Niederschläge geprägten Westen. Im östlich gelegenen Unterharz ist die Artengruppe selten und fällt mit abnehmender Meereshöhe schließlich ganz aus (Abb. 4).

Insgesamt liegen für 14 von den 40 (entsprechend 35 %) zum Kartierungsgebiet gehörenden Messtischblättern Nachweise für die *D. affinis*-Gruppe vor (Abb. 3). Bezogen auf die Quadranten fällt die Bilanz mit 26 von 160 (entsprechend 16 %) ungünstiger aus. Mit Nachweisen aus 12 Messtischblättern bzw. 20 Quadranten ist ein nicht unbeträchtlicher Teil der Verbreitungsdaten bereits in der Literatur oder den ausgewerteten Datenbanken enthalten. Darunter sind auch 5 Messtischblätter und 15 Quadranten, für die von uns keine Vorkommen im Gelände ermittelt wurden. Die genannten Quellen enthalten zumeist keine Angaben über die Anzahl der Individuen in den gemeldeten Beständen.

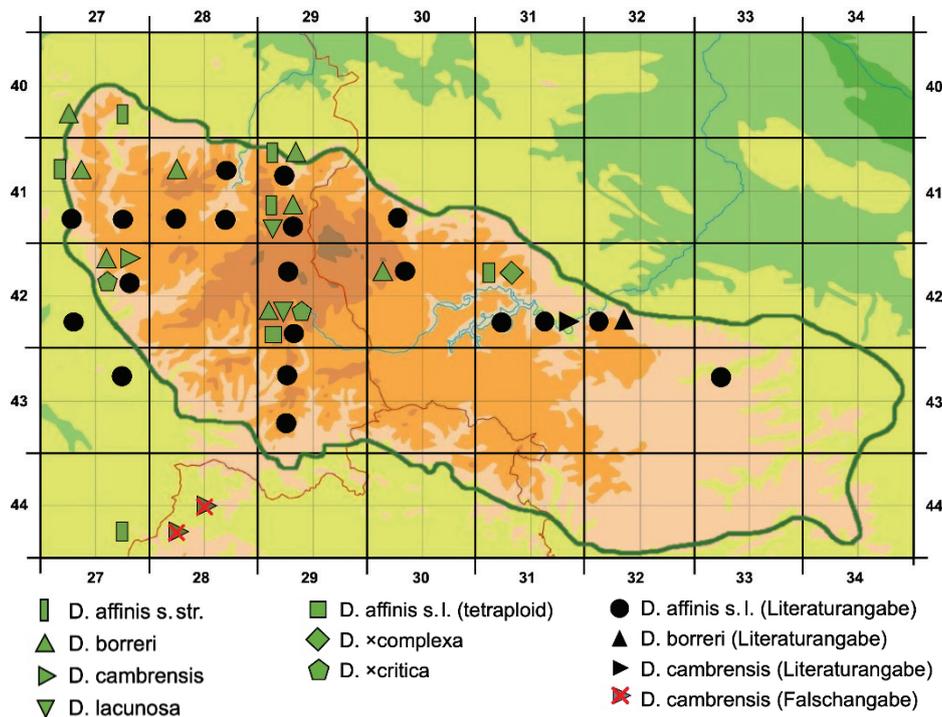


Abb. 3. Verbreitung der Sippen des *Dryopteris affinis*-Komplexes im Harz und angrenzenden Gebieten; die grüne Linie markiert die Grenze des Harzes als naturräumliche Einheit.

Fig. 3. Distribution of the taxa of the *Dryopteris affinis* complex in the Harz mountains and in adjacent areas; the green line marks the border of the Harz mountains as a physiographic unit.

Unter den identifizierten Sippen (209 Pflanzen) dominiert *D. borrieri* mit 20 Populationen (entsprechend 59 %) und insgesamt 124 Pflanzen (entsprechend 58 %) deutlich (Tab. 3). Allerdings sind $\frac{3}{4}$ der Bestände dieser Art mit 1 bis 3 Pflanzen individuenarm, was auch aus anderen Teilen Deutschlands für diese und andere Sippen aus der *D. affinis*-Gruppe angegeben wird. Größere Populationen kommen vor, sind aber eher selten (JÄGER & LEONHARDS 1993, JESSEN 2009, RÖHNER et al. 2011, BENNERT et al. 2013). Umso auffälliger ist das Verhalten der tetraploiden Sippe (*D. affinis* s. l.), die bisher nur am Rehberger Graben nachgewiesen werden konnte, hier aber eine etwa 30 Individuen umfassende Population aufgebaut hat (Tab. 3). *D. lacunosa*, die bisher für den Harz und Niedersachsen noch nicht nachgewiesen wurde, ist mit 26 Pflanzen vertreten, die sich auf 2 Bestände verteilen. Von der diploiden *D. affinis* sind bislang 6 Fundorte mit einer Gesamtzahl von 22 Pflanzen bekannt. Zu den Raritäten gehören außer den beiden Primärhybriden *D. xcomplexa* nothosubsp. *complexa* (mit 1 Vorkommen und 1 Pflanze) und *D. xcritica* (mit 2 Vorkommen und 4 Pflanzen) auch *D. cambrensis* subsp. *insubrica*, von der nur 2 Nachweise mit jeweils 1 Pflanze bekannt sind; das Vorkommen im Ostharz ist möglicherweise erloschen.

Tabelle 3. Häufigkeit (Anzahl der Messtischblätter und Quadranten mit Vorkommen) und populationsbiologische Daten (Anzahl der Populationen und der Individuen) der Sippen des *Dryopteris affinis*-Komplexes im Harz.

Table 3. Frequency (number of ordnance survey maps and quadrants with occurrences) and population biological data (number of populations and individuals) of the taxa belonging to the *Dryopteris affinis* complex in the Harz mountains.

	MTB	Quadranten	Populationen	Individuen	Min./Max. Individuen
<i>D. affinis</i> s. str.	5	6	6	22	1/16
<i>D. borrieri</i>	8	9	20	124	1/51
<i>D. cambrensis</i>	2	2	2	2	1
<i>D. lacunosa</i>	2	2	2	26	8/18
<i>D. affinis</i> s. l. tetraploid	1	1	1	30	30
<i>D. ×complexa</i>	1	1	1	1	1
<i>D. ×critica</i>	2	2	2	4	1/3

6. Wuchsorte und Vergesellschaftung im Harz

Alle erfassten Pflanzen wachsen auf Böden über silikatischem Ausgangsgestein. Kalkgestein nimmt im Harz insgesamt nur einen geringen Flächenanteil ein, und in diesen Gebieten sind keine Vorkommen bekannt. Die untersuchten Vorkommen liegen in Höhenlagen zwischen 280 und 733 m und damit in der submontanen und montanen Stufe (Abb. 4). Die mittleren Jahresniederschläge betragen hier etwa 900 bis 1400 mm. Im Bereich des Vorkommens von *Dryopteris affinis* s. str. im Unterharz bei Neuwerk fallen jedoch lediglich 790 mm Niederschlag im Jahr (Climate-Data.Org., <https://de.climate-data.org/search/?q=neuwerk>, Zugriff am 18.05.2020). Dies zeigt, dass hohe Niederschläge wie im Ober- und Hochharz nicht unabdingbar sind für das Vorkommen der Artengruppe. Auch im nahegelegenen Weser-Leine-Bergland fallen mit etwas über 700 mm geringere Niederschläge als im Ober- und Hochharz (WILDTIER-MANAGEMENT NIEDERSACHSEN 2020).

Die Arten des *D. affinis*-Komplexes, insbesondere *D. affinis* selber, gelten generell als feuchtigkeitsliebend (PHILIPPI 1993, KRAUSE et al. 1994, SCHNELLER 1975b, FREIGANG & ZENNER 2007). Dabei ist aber zu bedenken, dass der lokale Wasserhaushalt nicht nur von den in situ-Niederschlägen abhängt, sondern auch von dem oberflächennahen Zufluss, dem lokalen Grundwasserregime und dem Relief, vor allem der Exposition (BENNERT et al. 2013). Im Harz dominieren nordwestliche und vor allem nordöstliche Lagen, was mit den Verhältnissen in Nordrhein-Westfalen übereinstimmt (HECKMANN 1988, HECKMANN et al. 1989).

Reliefbedingt zeigen nicht nur die Niederschlagsverhältnisse, sondern auch die Temperaturen einen höhenabhängigen Gradienten, wobei die Jahresmittelwerte von etwa 7 °C im Unterharz über den Oberharz (mit 5–6 °C) bis auf 2,9 °C am Brocken absinken (Das Klima im Großraum Harz, <http://www.harz-seite.de/klima.htm>, Zugriff am 18.05.2020). Bedingt durch den Klimawandel wird für den Brocken mit 3,5 °C für den Zeitraum von 1981–2010 ein deutlich angestiegener Wert gemeldet (BAUMANN 2014).

Im Schwarzwald und in den Vogesen werden Lagen von über 1000 m besiedelt (HÜGIN 2006), und in Bulgarien erreicht *D. borrieri* erst bei 1950 m seine Höhengrenze (IVANOVA 2004). Die Kältetoleranzgrenze dürfte im Harz also nicht überschritten werden.

Ursprünglich war der Harz in der submontanen und montanen Höhenstufe weitgehend mit Wäldern aus Rotbuche (*Fagus sylvatica*) bedeckt, in den höheren Lagen vermutlich mit Anteilen von Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Fichte (*Picea abies*). Die bekannten

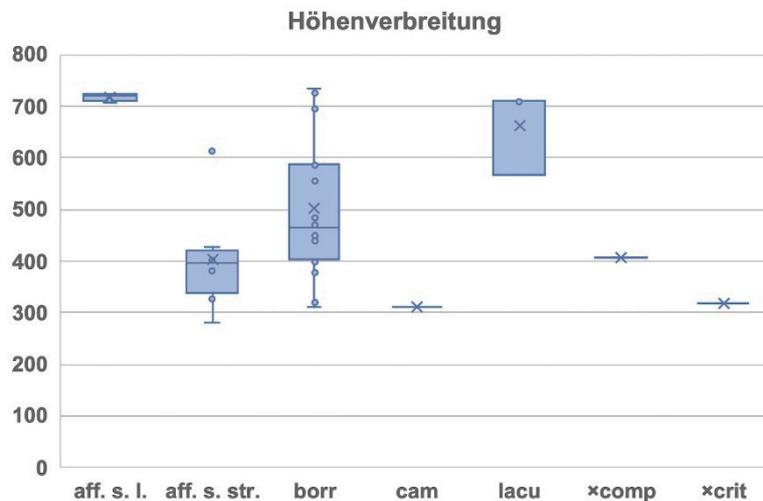


Abb. 4. Höhenverbreitung (m ü. NHN) der untersuchten Sippen des *Dryopteris affinis*-Komplexes im Harz und angrenzenden Gebieten; ×: Mittelwert; Querlinie (einzeln bzw. innerhalb oder am oberen Rand der Box): Median.

Fig. 4. Altitudinal distribution (m a.s.l.) of the taxa investigated of the *Dryopteris affinis* complex in the Harz mountains and in adjacent areas; ×: mean; horizontal line (separately, within or at the upper end of the box, respectively): median.

Vorkommen der *D. affinis*-Gruppe beschränken sich auf Bereiche mit dieser potenziell natürlichen Vegetation. Bisher fehlen Nachweise in der hochmontanen Stufe, die im Harz je nach Exposition in einer Höhe von 750–850 m beginnt und oberhalb von etwa 850–900 m ursprünglich von reinen Fichten-Wäldern beherrscht war. Heute dominieren Fichten-Forste großflächig auch in tieferen Lagen (DIERSCHKE & KNOLL 2002). Dementsprechend befinden sich viele der untersuchten Vorkommen der *D. affinis*-Gruppe in oder im Randbereich von Fichten-Forsten oder Fichten-Laubmischwäldern.

An den Wuchsorten der näher untersuchten Pflanzen (Tab. 2) sind neben der im Harz oft waldbildenden Buche (*Fagus sylvatica*) und Fichte (*Picea abies*) häufig Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) und Eberesche (*Sorbus aucuparia*) als Neben- und Pionierbaumarten vertreten (Tab. 4). In der Krautschicht dominieren Farne und nährstoffliebende Frischezeiger. Arten der Waldbinnensäume oder Lichtungen wie *Rubus idaeus*, *Rubus fruticosus* agg. und Stauden wie *Senecio ovatus* sind häufige Begleiter. Auffällig ist, dass viele der im Harz in bodensauren Buchenwäldern und montanen Fichten-Wäldern und -Forsten mit hohen Stetigkeiten vertretenen Arten wie *Deschampsia flexuosa*, *Galium harcyenicum*, *Vaccinium myrtillus* und *Trientalis europaea* fehlen (vgl. z. B. SPRINGEMANN et al. 2012) oder nur ausnahmsweise als Begleiter registriert wurden.

Mit Hilfe der Zeigerwerte nach Ellenberg lassen sich die Wuchsorte als halbschattig (L 4,9), mäßig warm (T 4,7), subozeanisch geprägt (K 3,5), frisch bis feucht (F 6,1), mäßig sauer (R 5,0) und als eher stickstoffreich (N 5,7) charakterisieren (Tab. 4). Die ökologischen Verhältnisse stimmen damit weitgehend mit denjenigen überein, die in Nordrhein-Westfalen ermittelt wurden (HECKMANN 1988, HECKMANN et al. 1989). In der Ellenberg-Liste werden die ökologischen Präferenzen der *D. affinis*-Gruppe selber ähnlich bewertet, allerdings wurden die Licht- und die Kontinentalitätszahl etwas niedriger angesetzt.

Tabelle 4. Die häufigeren Begleitarten der Vertreter des *Dryopteris affinis*-Komplexes im Harz mit Angabe der Zeigerwerte nach Ellenberg; Mittelwerte sind dargestellt für die 25 aufgelisteten Arten sowie für alle kartierten 74 Arten (einschließlich der nur ein- oder zweimal beobachteten).

Table 4. The more common species associated with taxa of the *Dryopteris affinis* complex in the Harz mountains with the Ellenberg indicator values added; mean values are shown for the 25 species listed and for all 74 species mapped (including those observed only once or twice).

Zeigerwerte	L	T	K	F	R	N
Bäume						
<i>Acer pseudoplatanus</i>	4	×	4	6	×	7
<i>Fagus sylvatica</i>	3	5	2	5	×	×
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	5	3	×	7	7
<i>Picea abies</i>	5	3	6	×	×	×
<i>Sorbus aucuparia</i>	6	×	×	×	4	×
Sträucher						
<i>Rubus idaeus</i>	7	×	×	×	×	6
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	–	–	–	–	–	–
<i>Sambucus racemosa</i>	6	4	4	5	5	8
Farne						
<i>Athyrium filix-femina</i>	3	×	3	7	×	6
<i>Dryopteris affinis</i> s. l.	3	5	2	6	5	6
<i>Dryopteris dilatata</i>	4	×	3	6	×	7
<i>Dryopteris filix-mas</i>	3	×	3	5	5	6
<i>Equisetum arvense</i>	6	×	×	×	×	3
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	3	4	5	6	4	5
<i>Phegopteris connectilis</i>	2	4	3	6	4	6
Sonstige Gefäßpflanzen						
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	6	5	4	5	4	5
<i>Epilobium angustifolium</i>	8	×	5	5	5	8
<i>Festuca gigantea</i>	4	5	3	7	6	6
<i>Geranium robertianum</i>	5	×	3	×	×	7
<i>Heracleum sphondylium</i>	7	5	2	5	×	8
<i>Impatiens noli-tangere</i>	4	5	5	7	7	6
<i>Impatiens parviflora</i>	4	6	5	5	×	6
<i>Mercurialis perennis</i>	2	×	3	×	8	7
<i>Oxalis acetosella</i>	1	×	3	5	4	6
<i>Senecio ovatus</i>	7	×	4	5	×	8
<i>Urtica dioica</i>	×	×	×	6	7	9
Mittelwerte						
Arten in dieser Liste (n = 25)	4,5	4,6	3,7	5,6	5,4	6,5
Alle kartierten Arten (n = 74)	4,9	4,8	3,6	6,0	5,2	5,7

Als Wuchsorte werden im Harz vor allem enge Bachtäler, bewaldete oder halboffene Steilhänge, Blockhalden sowie Säume und Böschungen an Forstwegen besiedelt. Bevorzugt werden Standorte mit einem vergleichsweise konstant luftfeuchten Mikroklima. Die *D. affinis*-Gruppe ist demnach kein typischer Bestandteil der im Harz vorherrschenden Waldtypen, sondern vor allem auf dauerfrischen Sonderstandorten in luftfeuchten Hanglagen zu finden, die oft aufgelichtet sind oder ältere Bodenstörungen aufweisen. Sekundärstandorte

wie Weg- und Grabenböschungen, Abgrabungsränder und Steinbrüche werden auch in anderen Regionen oft besiedelt (KRAUSE 1991, JESSEN 2009, BENNERT et al. 2013). Funde an Weg- und Straßenböschungen können gebietsweise häufiger sein als solche in Wäldern (RÖHNER et al. 2011).

Diese Heterogenität der Wuchsorte wirkt sich deutlich auf den Lichtfaktor und die Wüchsigkeit der Pflanzen aus. Entsprechende Untersuchungen in Nordrhein-Westfalen (HECKMANN 1988) haben gezeigt, dass bei den Beständen der *D. affinis*-Gruppe im Hinblick auf den relativen Lichtgenuss 2 Gruppen unterschieden werden können: Etwa die Hälfte der Wuchsorte weist mit etwa 4–12 % geringe Werte ohne größere tageszeitliche Schwankungen auf. An anderen Wuchsorten ist der Strahlungsgenuss mosaikartig im Bestand verteilt und ändert sich tageszeitlich deutlich, wobei der relative Lichtgenuss kurzfristig bis auf 90 % ansteigen kann. An aufgelichteten Stellen sind die Wedel länger und die Fertilität der Pflanzen ist erhöht.

Klare standörtliche Unterschiede zwischen den einzelnen Sippen aus der *D. affinis*-Artengruppe zeichneten sich nicht ab. In intensiver untersuchten Gebieten wurden oft mehrere Sippen entdeckt. Dies spricht für ähnliche Ansprüche und Überschneidungen der standörtlichen Amplituden, was auf Grund der ähnlichen genetischen Konstitution auch nicht anders zu erwarten ist.

Danksagung

Wir danken Herrn Prof. Ronnie Viane (Gent) für durchflusszytometrische Analysen mehrerer Pflanzen, Herrn Stefan Jessen (Chemnitz) für die Überlassung näherer Angaben zu einigen Vorkommen sowie seine Hilfe bei der Revision eines Herbarbeleges; Herrn Prof. Dr. Hagen Herdam (Straßberg) und Herrn Udo Hammelsbeck (Ilsenburg) für Informationen zu bekannten Vorkommen und gemeinsame Nachsuchen; Frau Dr. Annemarie Schacherer und Frau Barbara Draesner vom Niedersächsischen Landesbetrieb für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN) sowie Frau Kathrin Lange vom Landesamt für Umweltschutz Sachsen-Anhalt für die Überlassung von Angaben über die *Dryopteris affinis*-Gruppe aus den jeweiligen Datenbanken; Dr. Heiko Korsch (Jena) für entsprechende Informationen zu möglichen Vorkommen in dem zu Thüringen gehörenden Teil des Harzes; Dr. Birgit Seitz (Berlin), Prof. Dr. Erwin Bergmeier (Göttingen) und Dipl.-Biol. Karsten Horn (Dormitz) für die Hilfe bei der Beschaffung von Literatur; weiterhin Frau Prof. Dr. Vardha Bennert, Los Osos (Kalifornien) für Durchsicht und sprachliche Verbesserung der englischen Versionen der Legenden und der Zusammenfassung sowie Frau Buasri Bennert (Ennepetal) für die Mithilfe bei der Geländearbeit und dem Erstellen der Wedel-scans. Unser Dank richtet sich auch an Herrn Dr. Hans-Ulrich Kison (Quedlinburg) und die Nationalparkverwaltung Harz für Informationen und die Ermöglichung der Geländearbeiten im Nationalparkgebiet.

Beiträge der Autorinnen/Autoren zum Artikel

Seit dem Jahr 2008 wurden von den Autoren zahlreiche Exkursionen zur Erforschung des *Dryopteris affinis*-Komplexes im Harz durchgeführt. Alle Autoren haben an mindestens zwei mehrtägigen Exkursionen teilgenommen und dabei Vorkommen protokolliert sowie Proben für weitergehende Untersuchungen gesammelt. Dazu gehören durchflusszytometrische Analysen durch Jörg Fuchs, mikroskopische Untersuchungen von Sporen und Stomata durch Anton Bär, Wolfgang Jäger und Günther Zenner sowie die Erstellung von Wedel-Scans durch Daniella Ivanova und Wilfried Bennert. Das Manuskript wurde schwerpunktmäßig von Wilfried Bennert verfasst und durch Beiträge von Anton Bär (Sporen und Stomata), Hans-Jürgen Czichowski (Untersuchungsgebiet), Günther Zenner (Wedelmorphologie) und Hjalmar Thiel (Wuchsorte und Vergesellschaftung) komplettiert. Alle Autoren haben die Manuskript-Entstehung kritisch begleitet und stimmen der Veröffentlichung der Arbeit zu.

ORCIDs

H. Wilfried Bennert  <https://orcid.org/0000-0001-9704-1586>
Jörg Fuchs  <https://orcid.org/0000-0003-4171-5371>
Daniella Ivanova  <https://orcid.org/0000-0001-5286-030X>

Anhänge

Zusätzliche unterstützende Information ist in der Online-Version dieses Artikels zu finden.

Additional supporting information may be found in the online version of this article.

Anhang E1. Auflistung der Fundorte der zum *Dryopteris affinis*-Komplex gehörenden Sippen, welche bisher im Harz und in der näheren Umgebung nachgewiesen wurden, nach Messtischblättern und Quadranten geordnet; die Liste gibt gleichzeitig einen Überblick über die im Jahr 2018 gesammelten und näher untersuchten Pflanzen (vgl. Tab. 2 sowie Abb. 1 und 2a–2c).

Supplement E1. Listing of the records of the taxa belonging to the *Dryopteris affinis* complex, which have so far been found in the Harz mountains and in adjacent areas, arranged by numbers of ordnance survey maps and quadrants; the list also gives an overview of the plants collected and examined in 2018 (cf. Tab. 2 as well as Fig. 1 and 2a–2c).

Literatur

- BÄR, A. & ESCHELMÜLLER, A. (1986): Sporenmessungen an diploider und triploider *Dryopteris affinis* sowie an Kreuzungen mit *Dryopteris filix-mas* (*Dryopteris* × *tavelii*). – Ber. Bayer. Bot. Ges. 57: 137–146.
- BARRINGTON, D.S., PARIS, C.A. & RANKER, T.A. (1986): Systematic inferences from spore and stomata size in the ferns. – Amer. Fern J. 76: 149–159.
- BAUMANN, K. (2014): Die Libellen des Nationalparks Harz. – Schriftenr. Nationalpark Harz 11: 1–212.
- BELL, P.R. (1992): Apospory and apogamy: implications for understanding the plant life cycle. – Int. J. Pl. Sci. 153: 123–136.
- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – Fischer, Jena: 615 pp.
- BENNERT, H.W., NEIKES, N., GAUSMANN, P., JÄGER, W., LUBIENSKI, M. & VIANE, R. (2013): Erstnachweis von *Dryopteris affinis* s. str. (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*) für Nordrhein-Westfalen. – Kochia 7: 87–107.
- BIZOT, A. (2015): Biométrie stomatique et identification des taxons du complexe *Dryopteris affinis* (Ausmaße der Stomata und Identifizierung der Taxa des *Dryopteris affinis*-Komplexes) [in Französisch]. – Bull. Soc. Hist. Nat. Ard. 104: 69–85.
- BIZOT, A. (2016): Biométrie stomatique dans le genre *Polystichum* en Europe: résultats, enseignements et intérêts (Ausmaße der Stomata in der Gattung *Polystichum* in Europa: Ergebnisse, Lehren und Interessantes) [in Französisch]. – Bull. Soc. Hist. Nat. Ard. 105: 44–69.
- BOLLMEIER, M., GERLACH, A. & KÄTZEL, A. (2004): Flora des Landkreises Goslar; Artenverzeichnis Teil 1. – Mitt. Naturwiss. Ver. Goslar 8: 166–516.
- BUJNOCH, W. (2015): A contribution to the phylogeny of *Dryopteris remota* by genotyping of a fragment of the nuclear *Pgic* gene. – Fern Gaz. 20: 79–89.
- CHRISTENHUSZ, M.J.M. & CHASE, M.W. (2014): Trends and concepts in fern classification. – Ann. Bot. 113: 571–594.
- DICKORÉ, W.B., LEWEJOHANN, K. & URNER, R. (2008): Neufunde, Bestätigungen und Verluste in der Flora von Göttingen (Süd-Niedersachsen). – Florist. Rundbr. 42: 5–59.
- DIERSCHKE, H. & KNOLL, J. (2002): Der Harz, ein norddeutsches Mittelgebirge. Natur und Kultur unter botanischem Blickwinkel. – Tuexenia 22: 279–421.
- DOLEŽEL, J., GREILHUBER, J. & SUDA, J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – Nat. Protoc. 2: 2233–2244.

- DÖLL, J.C. (1857): Flora des Grossherzogthums Baden. 1. Band. – Braun, Karlsruhe: 482 pp.
- DOSTÁL, J. & REICHSTEIN, T. (1984): *Polystichum*. – In: HEGI, G. (Begr.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I Teil 1: *Pteridophyta*. 3. Aufl.: 169–180. Parey, Berlin.
- ELLENBERG, H., WEBER, H.E., DÜLL, R., WIRTH, V., WERNER, W. & PAULISSEN, D. (2001): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – Scr. Geobot. 18: 1–262.
- EKRT, L. & ŠTECH, M. (2008): A morphometric study and revision of the *Asplenium trichomanes* group in the Czech Republic. – Preslia 80: 325–347.
- EKRT, L., TRÁVNÍČEK, P., JAROLÍMOVÁ, V., VÍT, P. & URFUS, T. (2009): Genome size and morphology of the *Dryopteris affinis* group in Central Europe. – Preslia 81: 261–280.
- ELLENBERG, H. & LEUSCHNER, C. (2010): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen – Zusatzmaterialien zum UTB-Band: Zeigerwerte der Pflanzen Mitteleuropas. – Ulmer, Stuttgart: 1334 pp.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1980): *Dryopteris affinis*: a new treatment for a complex species in the European pteridophyte flora. – Willdenowia 10: 107–115.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1986): A classification of the genus *Dryopteris* (*Pteridophyta*: *Dryopteridaceae*). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot. 14: 183–218.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1993): *Dryopteris* Adanson. – In: TUTIN, T.G., BURGESS, N.A., CHATER, A.O., EDMONDSON, J.R., HEYWOOD, V.H., MOORE, D.M., VALENTINE, D.H., WALTERS, S.M. & WEBB, D.A. (Eds.): Flora Europaea 1, ed. 2.: 27–30. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRASER-JENKINS, C.R. (1996): A reaffirmation of the taxonomic treatment of *Dryopteris affinis* (*Dryopteridaceae*: *Pteridophyta*). – Fern Gaz. 15: 77–81.
- FRASER-JENKINS, C.R. (2007): The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. – Fern. Gaz. 18: 1–26.
- FRASER-JENKINS, C.R. & REICHSTEIN, T. (1984): *Dryopteris*. – In: HEGI, G. (Begr.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I Teil 1: *Pteridophyta*. 3. Aufl.: 136–169. Parey, Berlin.
- FREIGANG, J. & ZENNER, G. (2007): Die Verbreitung von *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins (*Pteridophyta*, *Dryopteridaceae*) im badenwürttembergischen Alpenvorland mit einer Anleitung zur Bestimmung ihrer hier aufgefundenen Sippen. – Ber. Bot. Arbeitsgem. Südwestdschl. 4: 37–64.
- FREY, W. & LÖSCH, R. (2004): Lehrbuch der Geobotanik, 2. Aufl. – Elsevier, München: 528 pp.
- GALBRAITH, D.W., HARKINS, K.R., MADDOX, J.M., AYRES, N.M., SHARMA, D. P. & FIROOZABADY, E. (1983): Rapid flow cytometric analysis of the cell cycle in intact plant tissues. – Science 220: 1049–1051.
- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen, 1. Teil: A – K. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 30: 1–478.
- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 43: 1–507.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (1988): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – Ulmer, Stuttgart: 768 pp.
- HECKMANN, U. (1988): Untersuchungen zur Verbreitung, Vergesellschaftung und Ökologie von Sippen des *Dryopteris affinis*-Komplexes in Nordrhein-Westfalen. – Unveröff. Diplomarbeit, Ruhr-Universität Bochum.
- HECKMANN, U., RASBACH, H. & BENNERT, H.W. (1989): Vorkommen und Cytologie des *Dryopteris affinis*-Komplexes in Nordrhein-Westfalen. – Florist. Rundbr. 22: 81–94.
- HERDAM, H. (1995): Neue Flora von Halberstadt – Farn- und Blütenpflanzen des Nordharzes und seines Vorlandes (Sachsen-Anhalt). 2. Aufl. – Botanischer Arbeitskreis Nordharz e.V., Quedlinburg: 385 pp.
- HERMANN, F. (1944): *Dryopteris borreri* im Harz. – Hercynia 3: 683–684.
- HILMER, O. (1983): *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins (Spreuschuppiger Wurmfarne) und *Dryopteris × tavelii* Rothmaler, Grenzstandorte in West- und Mitteldeutschland, Neufunde im Harz. – Gött. Florist. Rundbr. 17: 151–157.
- HILMER, O. (1984): Neufunde, Wiederfunde, Bestätigungen einiger Gefäßpflanzen im Westharz (1979–1981). – Gött. Flor. Rundbr. 18: 96–97.
- HILMER, O. (1996): *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, Spreuschuppiger Wurmfarne, die Unterarten ssp. *borreri* (Newman) Fras.-Jenk., ssp. *camprensis* Fras.-Jenk. und ihre Vorkommen im Harz. – Flor. Rundbr. 30: 142–150.

- HÖVERMANN, J. (1963): Die naturräumlichen Einheiten auf dem Blatt 99 Göttingen. Geografische Landesaufnahme 1:200.000. – Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bonn-Bad Godesberg: 35 pp.
- HÜGIN, G. (2006): Die Hochlagenflora des Schwarzwaldes und seiner Nachbargebirge. Liste der in Schwarzwald, Vogesen, Nord-Jura und Schwäbischer Alb oberhalb 1000 m nachgewiesenen Farn- und Samenpflanzen. – Kochia 1: 49–104.
- IVANOVA, D. (2004): *Dryopteris affinis* subsp. *borreri* (Pteridophyta: Dryopteridaceae) in the Bulgarian flora. – Fl. Medit. 14: 201–218.
- JÄGER, W. & LEONHARDS, W. (1993): Der Schuppige Wurmfarne, *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, im Bergischen Land und in den angrenzenden Gebieten. – Jber. naturwiss. Ver. Wuppertal 46: 90–96.
- JÄGER, W. & LEONHARDS, W. (1995): Über ein neues Vorkommen von *Dryopteris* × *complexa* nssp. *critica* Fraser-Jenkins in Nordrhein-Westfalen sowie Merkmalsvergleiche mit anderen Sippen. – Flor. Rundbr. 29: 50–64.
- JESSEN, S. (2009): Seltene und kritische Farne (*Polypodiopsida*) im Böhmisches-Sächsischen Elbsandsteingebirge – aktuelle Verbreitung und notwendige Artenschutzmaßnahmen. – Ber. Arbeitsgem. Sächs. Bot. 20: 61–147.
- JESSEN, S. (2017): *Dryopteridaceae*. – In: JÄGER, E.J. (Hrsg.): Rothmaler – Exkursionsflora von Deutschland, Gefäßpflanzen: Grundband, 21. Aufl.: 114–119. Springer, Berlin.
- JESSEN, S., BUJNOCH, W., ZENNER, G. & STARK, C. (2011): *Dryopteris lacunosa* – eine neue Art des *Dryopteris-affinis*-Aggregats (*Dryopteridaceae*, *Pteridophyta*). – Kochia 5: 9–31.
- JUSLÉN, A., VÄRE, H. & WIKSTRÖM, N. (2011): Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data. – Taxon 60: 1284–1294.
- KARSTE, G., SCHUBERT, R., KISON, H.-U. & WEGENER, U. (2011a): Die Pflanzengesellschaften des Nationalparks Harz (Sachsen-Anhalt). Eine kommentierte Vegetationskarte. – Schriftenr. Nationalpark Harz 7: 1–59.
- KARSTE, G., WEGENER, U., SCHUBERT, R. & KISON, H.-U. (2011b): Die Pflanzengesellschaften des Nationalparks Harz (Niedersachsen). Eine kommentierte Vegetationskarte. – Schriftenr. Nationalpark Harz 6: 1–80.
- KISON, H.-U., SEELEMANN, A., CZARNOTA, P., UNGETHÜM, K., SCHIEFELBEIN, U. & HAMMELSBECK, U. (2017): Die Flechten im Nationalpark Harz. – Schriftenr. Nationalpark Harz 16: 1–305.
- KRAUSE, S. (1991): Der Spreuschuppige Wurmfarne, *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, in der Westeifel. – Tuexenia 11: 23–33.
- KRAUSE, S. (1998): *Dryopteris Adans* (*Dryopteridaceae*). – In: WISSKIRCHEN, R. & HAEUPLER, H.: Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands: 182–190. Ulmer, Stuttgart.
- KRAUSE, S., HERTLEIN, A. & VANBERG, C. (1994): Zu den Standortansprüchen von *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins ssp. *borreri* (Newman) Fraser-Jenkins (Spreuschuppiger Wurmfarne) in der Westeifel. – Decheniana 147: 49–57.
- LIU, H.M., DYER, R.J., GUO, Z.-Y., MENG, Z., LI, J.-H., & SCHNEIDER, H. (2012): The evolutionary dynamics of apomixis in ferns: A case study from Polystichoid ferns. – J. Bot., 2012: doi:10.1155/2012/51047.
- MAATSCH, (1942): *Dryopteris Borreri* Newm. im Nordharz. – Verh. Bot. Ver. Provinz Brandenbg. 82: 134–135.
- MANTON, I. (1950): Problems of cytology and evolution in the *Pteridophyta*. – Cambridge University Press, Cambridge: 316 pp.
- MEINUNGER, L. (1982): Floristische Beobachtungen in der südlichen DDR (1. Beitrag). – Mitt. flor. Kart. Halle 8: 30–35.
- NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ (Hrsg.) (2011): Nationalparkplan für den Nationalpark Harz 2011–2020. – Wernigerode: 132 pp.
- NATIONALPARKVERWALTUNG HARZ (Hrsg.) (2014): Eine faszinierende Harzreise, Nationalpark Harz – sagenumwobene Bergwildnis. – Wernigerode: 54 pp.
- NETPHYD & BFN (NETZWERK PHYTODIVERSITÄT DEUTSCHLANDS & BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (2013): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Bonn-Bad Godesberg: 912 pp.

- OBERHOLZER, E. & VON TAVEL, F. (1937): – In: VON TAVEL, F.: *Dryopteris borreeri* Newman und ihr Formenkreis. – Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 118: 153–154.
- PHILIPPI, G. (1993): *Aspidiaceae*. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.), Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs 1, 2. Aufl.: 121–149. Ulmer, Stuttgart.
- PPG I (2016): A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – J. Syst. Evol. 54: 563–603.
- REICHSTEIN, T. (1981): Das Sammeln von Farnen. – Farnblätter 6: 10–17.
- REICHSTEIN, T. (1984): *Aspleniaceae*. – In: HEGI, G. (Begr.): Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Band I Teil 1: Pteridophyta. 3. Aufl.: 211–275. Parey, Berlin.
- RÖHNER, G., ZENNER, G., STARK, C. & SCHAUBEL, K. (2011): Meldungen von Funden bestimmungskritischer Farne im Gebiet der Bergstraße, des Odenwaldes und des unteren Neckartals. – Hess. Florist. Br. 59: 33–40.
- ROTHMALER, W. (1943): Über *Dryopteris paleacea* (Sw.) Hand.-Mazz. – Boissiera 7: 166–181.
- SCHINDLER, H., STEIN, H. & HAHN, H.-J. (2017): Quellen im Harz. – Schriftenr. Nationalpark Harz 15: 1–224.
- SCHNELLER, J.J. (1974): Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 1. Teil. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84: 195–217.
- SCHNELLER, J.J. (1975a): Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 2. Teil. Cytologische Untersuchungen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 1–17.
- SCHNELLER, J.J. (1975b): Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 3. Teil. Ökologische Untersuchungen. – Ber. Schweiz. Bot. Ges. 85: 110–159.
- SEELAND, H. (1938): Die Farnpflanzen der Flora von Hildesheim. 4. Beitrag zur Floristik und Flora von Hildesheim. – Borgmeyer, Hildesheim: 130 pp.
- SEELAND, H. (1955): Mitteilungen aus der Flora von Hildesheim. III. Neue Fundorte seltener Blütenpflanzen und Gefäßkryptogamen. – Beitr. Natk. Niedersachs. 7: 89–90.
- SPÖNEMANN, J. (1970): Die naturräumlichen Einheiten auf dem Blatt 100 Halberstadt. Geografische Landesaufnahme 1:200.000. – Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung, Bonn-Bad Godesberg: 37 pp.
- SPRINGEMANN, U., MEYER, P., SCHMIDT, M. ... FRANK, R. (2012): Waldforschung im Nationalpark Harz – Waldforschungsfläche Bruchberg: Methodik und Aufnahme 2008/09. – Schr.-R. Nationalpark Harz 9: 33–34 und 10 p. Tabellenanhang.
- THIEL, H. (2015): Ein Vorkommen vom Borrer-Schuppen-Wurmfarn (*Dryopteris borreeri*) im Wendland. – Rundbr. Bot. Arbeitskr. Lüchow-Dannenberg 2015: 15–17.
- TILQUIN, J.P. (1981): Note on apomixis in ferns. – Acta Soc. Bot. Pol. 50: 217–222.
- WIDÉN, C.-J., FRASER-JENKINS, C.R., REICHSTEIN, T., GIBBY, M. & SARVELA, J. (1996): Phloroglucinol derivatives in *Dryopteris* sect. *Fribrillosae* and related taxa (Pteridophyta, Dryopteridaceae). – Ann. Bot. Fenn. 33: 69–100.
- WILDTIER-MANAGEMENT NIEDERSACHSEN (2020): Weser-Leine-Bergland. – URL: https://www.wildtiermanagement.com/naturraeume/weser_leine_berglund/ [Zugriff am 18.05.2020].
- ZHANG, L.-B., WU, S., XIANG, J. ... GILBERT, M.G. (2013): *Dryopteridaceae*. – In: WU, Z.Y., RAVEN, P.H. & HONG, D.Y. (Eds.): Flora of China, Vol. 2–3: 542–724. Science Press, Beijing and Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.

Bär et al.: Der *Dryopteris affinis*-Komplex (*Dryopteridaceae*) im Harz

Anhang E1. Auflistung der Fundorte der zum *Dryopteris affinis*-Komplex gehörenden Sippen, welche bisher im Harz und in der näheren Umgebung nachgewiesen wurden, nach Messtischblättern und Quadranten geordnet; die Liste gibt gleichzeitig einen Überblick über die im Jahr 2018 gesammelten und näher untersuchten Pflanzen (vgl. Tab. 2 sowie Abb. 1 und 2a–2c). Angegeben sind links die laufenden Nummern aller Einträge; fett dargestellt sind die Namen der Pflanzen (mit Sammelnummern in eckigen Klammern), die 2018 näher untersucht wurden; die entsprechenden Herbarbelege wurden im Herbarium der Universität Göttingen (GOET) hinterlegt.

Supplement E1. Listing of the records of the taxa belonging to the *Dryopteris affinis* complex, which have so far been found in the Harz mountains and in adjacent areas, arranged by numbers of ordnance survey maps and quadrants; the list also gives an overview of the plants collected and examined in 2018 (cf. Tab. 2 as well as Figs. 1 and 2a–2c). The consecutive numbers of all entries are shown on the left; the names of the plants (with the collecting numbers in square brackets) that were examined in detail in 2018, are shown in bold; the corresponding herbarium specimens were deposited in the herbarium of the University of Göttingen (GOET).

* Nachweise, die durch die Autoren erbracht wurden
Records provided by the authors

□ Angaben aus der Literatur oder aus Datenbanken
Information from the literature or from databases

1. * 4027/34; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, SSO Neuekrug-Hahausen, im oberen Tal der Neile, 404 m und 439 m, 17.11.2018; 2 Einzelpflanzen mit einer von typischer *D. borrieri* abweichenden Morphologie, 260 m voneinander entfernt.
 2. * 4027/41; *D. affinis* subsp. *affinis*; NI, Landkreis Goslar, SO Neuekrug-Hahausen, Tal des Gr. Steimker Baches, 388 m, 17.11.2018; Einzelpflanze.
 3. * 4127/12; *D. affinis* subsp. *affinis*; NI, Landkreis Goslar, Tal der Grane O Seesen, 326 m, 20.11.2018, 1 Einzelpflanze; eine weitere Einzelpflanze bei 381 m an der NW-Seite des Schmalenberges, 290 m von voriger entfernt.
 4. * 4127/12; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, Tal der Grane O Seesen, 323 m, 20.11.2018; Einzelpflanze.
 5. * 4127/14; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, 2 Einzelpflanzen: im Tal der Schildau bei 377 m und am Osthang des Drachenberges SO Seesen, bei 399 m, 308 m Luftlinie voneinander entfernt, 21.11.2018.
 6. * 4127/14; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, Tal des Limbaches SO Seesen, 460 m, 21.11.2018; Einzelpflanze.
 7. □ 4127/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; BOLLMEIER et al. (2004), GARVE (2007).
 8. □ 4127/4; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (1994, 2007), HILMER (1996); BOLLMEIER et al. (2004); außerdem 2 Vorkommen in verschiedenen Minutenfeldern lt. Datenbankauszug vom 06.07.2018 des Niedersächsischen Landesbetriebs für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN).
 9. □ 4127/-; *D. borrieri*; NI, vor 1950; NETPHYD & BFN (2013).
-
10. * 4128/14; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, NO Clausthal-Zellerfeld, NW Schulenberg, 729 m, 19.11.2018; Einzelpflanze.
 11. □ 4128/2; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; BOLLMEIER et al. (2004), GARVE (2007).
 12. □ 4128/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (1994, 2007), HILMER (1996); BOLLMEIER et al. (2004).
 13. □ 4128/4; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (1994, 2007), HILMER (1996); BOLLMEIER et al. (2004).
-
14. * 4129/11; ***D. affinis* s. str. [H 30/18]**; NI, Landkreis Goslar, Bad Harzburg, 1,6 km SW Bündheim, bergseitige Böschung des "Quarzbruchweges" am Elfenstein, 426 m, 27.07.2018; Einzelpflanze, morphologisch von typischer subsp. *affinis* abweichend.
 15. * 4129/11; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, Bad Harzburg, Glue-Bues-Weg am Goldberg, 1,5 km SSW Göttingerode, 490 m, 18.07.2017, Einzelpflanze.
 16. * 4129/11; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, Bad Harzburg, zwischen Gläseken- und Börnertal, 2,5 km SW Bündheim, 450 m, 27.07.2018, Einzelpflanze.
 17. * 4129/14; ***D. borrieri* [H 29/18]**; NI, Landkreis Goslar, 1,8 km SW Bad Harzburg, Böschung an der Forststraße „Ahornweg“, 470 m, 27.07.2018; 3 Pflanzen an 2 etwas entfernten Fundpunkten.
 18. * 4129/14; *D. borrieri*; NI, Landkreis Goslar, 1,7 km SW Bad Harzburg, Böschung an der Forststraße „Ahornweg“, 450 m, 27.07.2018; 2 Pflanzen.
 19. □ 4129/1; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; HERDAM (1995): Nachweis vor 1951; BOLLMEIER et al. (2004): Vorkommen in 2 verschiedenen Minutenfeldern; GARVE (2007).
 20. * 4129/31; ***D. affinis* subsp. *affinis* [H 01/18]**; NI, Landkreis Goslar, Bad Harzburg, 2,2 km N von Bastesiedlung, hangseitig neben dem Spitzenbergweg NW der Spitzenbergklippen, 612 m, 22.07.2018; Einzelpflanze.
 21. * 4129/31; ***D. borrieri* [H 02/18]**; NI, Landkreis Goslar, 1,5 km N von Bastesiedlung, Tal des Spitzenbaches, 585 m, 22.07.2018; Einzelpflanze; 2 weitere Pflanzen NW sowie SSW der Spitzenbergklippen (bei ca. 590 m bzw. 585 m), ca. 330 m Luftlinie voneinander entfernt.
 22. * 4129/31; ***D. lacunosa* [H 03/18]**; NI, Landkreis Goslar, 1,5 km N von Bastesiedlung, Tal des Tiefenbaches, 568 m, 22.07.2018 und 16.11.2018; insgesamt 18 Pflanzen.
 23. □ 4129/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (1994, 2007), HERDAM (1995), HILMER (1996); BOLLMEIER et al. (2004).

24. □ 4130/3; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, Darlingerode; Auszug vom 29.01.2019 der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“.
-
25. * 4227/23; *D. borrieri* [H 05/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,1 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Böschung am Bremketal-Weg, 312 m, 23.07.2018, 2 Pflanzen, eine davon juvenil.
26. * 4227/23; *D. borrieri* [H 06/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,2 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Böschung am Bremketal-Weg, 318 m, 23.07.2018; Einzelpflanze.
27. * 4227/23; *D. borrieri* [H 07/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,2 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Böschung am Bremketal-Weg, 322 m, 23.07.2018; Einzelpflanze mit besonders kräftigem Wuchs (früher als subsp. *robusta* abgetrennt); mind. 50 weitere Stöcke an diesem Steilhang sowie weiter nördlich im Hangbereich.
28. * 4227/23; *D. cambrensis* subsp. *insubrica* [H 04/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,1 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Böschung am Bremketal-Weg, 310 m, 23.07.2018; Einzelpflanze; hier bereits 1988 von Hilmer gefunden und richtig identifiziert (HILMER 1996).
29. * 4227/23; *D. filix-mas* [H 09/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,3 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Böschung am Bremketal-Weg, 316 m, 23.07.2018.
30. * 4227/23; *D. ×critica* [H 08/18]; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz), Osterode, 1,3 km WNW von Lerbach, Tal der Großen Bremke, Hang oberhalb vom Bremketal-Weg, 318 m, 23.07.2018; Einzelpflanze.
31. □ 4227/2; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz); GARVE (1994, 2007); HILMER (1996).
32. □ 4227/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz); GARVE (2007).
-
33. □ 4229/1; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (2007).
34. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 14/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,5 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, Wegrand, 720 m, 25.07.2018; diese tetraploide Sippe bildet einen Bestand von etwa 30 Pflanzen, der sich über eine Distanz von etwa 200 m entlang des Rehberger Grabens erstreckt; hierzu gehören auch die folgenden Nrn. bis einschließlich Nr. 40.
35. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 15/18]; unweit Nr. 34, 730 m, 2 Pflanzen.
36. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 17/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,6 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, Steilhang 15–20 m unterhalb des Grabenwegs, 707 m, 25.07.2018; Einzelpflanze.
37. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 18/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,6 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, Steilhang 2 m unterhalb des Grabenwegs, 721 m, 25.07.2018; Einzelpflanze.
38. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 19/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,6 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, hangseitig neben dem Grabenweg, 713 m, 25.07.2018; Einzelpflanze.
39. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 20/18], 713 m, nahe Nr. 38, Einzelpflanze.
40. * 4229/32; *D. affinis* s. l. (tetraploid) [H 21/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,6 km NNO von Oderberg, talseitiger Steilhang am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, 725 m, 25.07.2018; Einzelpflanze.
41. * 4229/32; *D. borrieri* [H 22/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,8 km NNO von Oderberg, am Fußweg zu den Hohen Klippen am Goetheplatz, 696 m, 25.07.2018; Einzelpflanze.
42. * 4229/32; *D. borrieri* [H 23/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,8 km NNO von Oderberg, unterhalb der Hohen Klippen beim Goetheplatz, 725 m, 25.07.2018; Einzelpflanze, Luftlinie etwa 60 m von Nr. 41 entfernt; am Fußweg zu den Hohen Klippen etwa 20 weitere Stöcke.
43. * 4229/32; *D. borrieri* [H 25/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,9 km NNO von Oderberg, Steilhang unterhalb der Hohen Klippen N Goetheplatz, 733 m, 25.07.2018; Einzelpflanze mit einer von typischer *D. borrieri* abweichenden Morphologie, Luftlinie etwa 90 m von Nr. 42 entfernt.
44. * 4229/32; *D. ×critica*; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,9 km NNO von Oderberg, Steilhang unterhalb der Hohen Klippen N Goetheplatz, 733 m, 02.06.2008, 3 Pflanzen, pentaploid, durchflusszytometrisch bestimmt (Ronnie Viane, Gent); das Vorkommen konnte bei einer Nachsuche am 25.07.2018 nicht mehr bestätigt werden.
45. * 4229/32; *D. lacunosa* [H 16/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,6 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, Steilhang 10 m unterhalb des Grabenwegs, 709 m, 25.07.2018; 3 Pflanzen; NO hiervon und 204 m Luftlinie entfernt eine Einzelpflanze im Tal der Oder bei 614 m, 20.07.2017.
46. * 4229/32; *D. lacunosa* [H 26/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,7 km NNO von Oderberg, am Rehberger Graben S vom Goetheplatz, Steilhang 2 m unterhalb des Grabenwegs, 711 m, 25.07.2018; 4 Pflanzen; dieser Teilbestand Luftlinie etwa 160 m von dem unter Nr. 45 aufgeführten entfernt; der Gesamtbestand am Rehberger Graben und im Tal der Oder umfasst 8 Pflanzen.
47. * 4229/32; *D. filix-mas* [H 24/18]; NI, Landkreis Goslar, St. Andreasberg, 2,7 km NNO von Oderberg, unterhalb der Hohen Klippen am Fußweg vom Goetheplatz, 731 m, 25.07.2018.
48. * 4229/34; *D. borrieri* [H 27/18]; NI, Landkreis Goslar, 0,6 km NW von Oderhaus, SW der Forststraße in das Odertal, 444 m, 26.07.2018; 6 Pflanzen mit besonders kräftigem Wuchs (früher als subsp. *robusta* abgetrennt), in der Nähe (im Bauchschildertal) etwa 12 typisch aussehende Pflanzen, bei 455 m bis 485 m.
49. * 4229/34; *D. borrieri* [H 28/18]; NI, Landkreis Goslar, 0,6 km NW von Oderhaus, im Odertal, S der Mündung des Bauchschildertales ins Odertal, 485 m, 26.07.2018; Einzelpflanze mit einer von typischer *D. borrieri* abweichenden Morphologie.

50. □ 4229/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; Odertal, Rehberger Graben, Hohe Klippen, Bauchschildertal (HILMER 1984, 1996); GARVE (1994, 2007); BOLLMEIER et al. (2004): Vorkommen in 4 verschiedenen Minutenfeldern. Für diesen Quadranten gibt es lt. Datenbankauszug vom 06.07.2018 des Niedersächsischen Landesbetriebs für Wasserwirtschaft, Küsten- und Naturschutz (NLWKN) 7 Einträge aus 4 verschiedenen Minutenfeldern.
-
51. * 4230/13; *D. borrieri* [H 10/18]; ST, Landkreis Harz, Wernigerode, 1,6 km NNO von Elend, westliches Seitental der Wormke unterhalb der Feuersteinwiesen, 555 m, 24.07.2018; insgesamt 7 Pflanzen.
52. □ 4230/1; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, Wernigerode; Bachtal S Feuersteinwiesen, HERDAM (1996); Wormketal wenige Meter außerhalb des Nationalparks; KISON & WERNECKE (2004).
-
53. * 4231/14; *D. affinis* subsp. *affinis* [H 11/18]; ST, Landkreis Harz, Elbingerode, Stadt Oberharz am Brocken, 1,2 km OSO von Neuwerk, am Schieferberg, 402 m, 24.07.2018; der gesamte Bestand umfasst mindestens 16 Pflanzen.
54. * 4231/14; *D. affinis* subsp. *affinis* [H 13/18]; 408 m, 24.07.2018; Luftlinie etwa 28 m von Nr. 53 entfernt.
55. * 4231/14; *D. ×complexa* nothosubsp. *complexa* [H 12/18]; ST, Landkreis Harz, Elbingerode, Stadt Oberharz am Brocken, 1,2 km OSO von Neuwerk, am Schieferberg, 408 m, 24.07.2018; Einzelpflanze.
56. □ 4231/3; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, Blankenburg; Auszug vom 29.01.2019 aus der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“.
57. □ 4231/4; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, Blankenburg; Auszug vom 29.01.2019 aus der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“.
58. □ 4231/4; *D. cambrensis* subsp. *insubrica*; ST, Landkreis Harz, Altenbrak, Auszug vom 29.01.2019 aus der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“. Nähere Angaben von S. Jessen (01.08.2019): „Kleines Mühlental S Altenbrak; Erstfinder Prof. Dr. Herdam 06.12.2009; kontrolliert u. leg. U. Hammelsbeck 08.12.2009 als *Dryopteris affinis*; ist *D. cambrensis* ssp. *insubrica*, det. S. Jessen 23.01.2010 (Rev.-Nr. 1092)“. Von U. Hammelsbeck, H. Herdam und einem der Autoren (H.-J. Czichowski) später gesucht, aber nicht wiedergefunden.
-
59. □ 4232/3; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, MEINUNGER (1982): „Hang im unteren Bodetal zw. Hirschgrund u. Hexentanzplatz, 1 Exemplar“, von ihm als *Dryopteris affinis* (= *D. borrieri*) aufgeführt, so von HERDAM (1995) übernommen; dieses Vorkommen dürfte mit dem unter #60 beschriebenen übereinstimmen; BENKERT et al. (1996), HILMER (1996).
60. □ 4232/3; *D. borrieri*; ST, Landkreis Harz, Bodetal W Hexentanzplatz, Auszug vom 29.01.2019 aus der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“. Nähere Angaben von S. Jessen (1.8.2019): „Thale, Bodetal: Nordhang N unter Tierpark Hexentanzplatz, ca. 400 m, 4 z. T. kräftige Exemplare; leg. S. Jessen 17.06.1984 (SJ-369)“.
-
61. □ 4327/2; *D. affinis* s. l.; NI, GARVE (2007).
62. □ 4327/-; *D. affinis* s. l.; NI, NETPHYD & BFN (2013).
-
63. □ 4329/1; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Goslar; GARVE (1994, 2007); HILMER (1996); BOLLMEIER et al. (2004).
64. □ 4329/3; *D. affinis* s. l.; NI, Landkreis Göttingen (Altkreis Osterode am Harz); GARVE (2007).
-
65. □ 4333/1; *D. affinis* s. l.; ST, Landkreis Harz, Gr. Hausberg; Auszug vom 29.01.2019 aus der „Datenbank Farn- und Blütenpflanzen Sachsen-Anhalt“.
-
66. * 4427/44; *D. affinis* s. str.; TH, Landkreis Eichsfeld, am Bunsenberg NO Ecklingerode, 280 m, 06.06.2007; Einzelpflanze, leg. H. Thiel. Von diesem Fund, der ursprünglich *D. cambrensis* und irrtümlich dem MTB 4428/3 zugeordnet wurde (vgl. die Einträge unter #68 und #69), existiert ein Herbarbeleg. Dieser wurde aktuell von S. Jessen (Chemnitz) und einem der Autoren (GZ) revidiert und als *D. affinis* s. str. identifiziert. Eine Nachsuche durch den Finder (HT) im September 2019 war erfolglos; das Vorkommen ist also vermutlich erloschen.
-
67. □ 4428/3 *D. cambrensis* subsp. *cambrensis*; TH. In einer 2015 überarbeiteten Karte („Korrektur abgeschlossen“, im Internet verfügbar unter NETPHYD 2019) aus dem Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands (NETPHYD & BFN 2013) wird *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* für MTB 4428/3 angegeben. Diese Meldung ist sowohl hinsichtlich der Identifizierung als auch der MTB-Zuordnung fehlerhaft und daher zu streichen (vgl. den Eintrag unter #68). In JESSEN (2017) wird dieses Vorkommen mit dem Vermerk „bei Ecklingerode“ ebenfalls *D. cambrensis* subsp. *cambrensis* zugeordnet.
68. □ 4428/-; *D. cambrensis*; NI oder TH, NETPHYD & BFN (2013). In der im Internet unter NETPHYD 2019 verfügbaren Version, die auch Quadranten anzeigt („Atlaskarte 2013“), wird das Vorkommen 4428/3 zugeordnet. Dieser Eintrag ist sowohl hinsichtlich der Identifizierung als auch der MTB-Zuordnung irrtümlich und daher zu streichen (vgl. die Einträge unter #66 und #67).

Literatur

- BENKERT, D., FUKAREK, F. & KORSCH, H. (1996): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands. – Fischer, Jena: 615 pp.
- BOLLMEIER, M., GERLACH, A. & KÄTZEL, A. (2004): Flora des Landkreises Goslar; Artenverzeichnis Teil 1. – Mitt. Naturwiss. Ver. Goslar 8: 166–516.
- GARVE, E. (1994): Atlas der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen, 1. Teil: A – K. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 30: 1–478.

- GARVE, E. (2007): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 43: 1–507.
- HERDAM, H. (1996): Neufunde und Nachträge zur „Neuen Flora von Halberstadt“, 3. Mitt. – Abh. Ber. Mus. Heineanum 3: 9–65.
- HILMER, O. (1984): Neufunde, Wiederfunde, Bestätigungen einiger Gefäßpflanzen im Westharz (1979–1981). – Gött. Flor. Rundbr. 18: 96–97.
- HILMER, O. (1996): *Dryopteris affinis* (Lowe) Fraser-Jenkins, Spreuschuppiger Wurmfarne, die Unterarten ssp. *borreri* (Newman) Fras.-Jenk., ssp. *cambrensis* Fras.-Jenk. und ihre Vorkommen im Harz. – Flor. Rundbr. 30: 142–150.
- KISON, H.-U. & WERNECKE, J. (2004): Die Farn- und Blütenpflanzen des Nationalparks Hochharz. – Nationalpark Hochharz, Wernigerode: 183 pp.
- MEINUNGER, L. (1982): Floristische Beobachtungen in der südlichen DDR (1. Beitrag). – Mitt. flor. Kart. Halle 8: 30–35.
- NETPHYD & BFN (NETZWERK PHYTODIVERSITÄT DEUTSCHLANDS & BUNDESAMT FÜR NATURSCHUTZ) (Hrsg.) (2013): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. – Bonn-Bad Godesberg: 912 pp.
- NETPHYD (NETZWERK PHYTODIVERSITÄT DEUTSCHLAND e.V.) (Hrsg.) (2019): Floristische Verbreitungskarten in Deutschland; URL: <https://netphyd.de> [Zugriff am 25.09.2019].