

# Ploidie von *Diphasiastrum* in Österreich

THOMAS GREGOR, JURAJ PAULE & RALF SCHWAB

**Zusammenfassung:** Fast 400 Proben von *Diphasiastrum*, vor allem aus dem Land Salzburg, wurden auf ihren relativen DNA-Gehalt untersucht. *Diphasiastrum complanatum*, *D. xissleri* und *D. alpinum* ließen sich an ihren DNA-Gehalten unterscheiden, wobei es zwischen *D. complanatum* und *D. xissleri* Übergangswerte gab. Die relativen DNA-Gehalte korrelieren mit den bei *Diphasiastrum* bekannten Genomgrößen und Ploidiestufen. Sieben Proben erwiesen sich als triploid, wobei es sich in einen Fall um Triploide von *D. complanatum*, sonst um *D. complanatum* × *alpinum* handeln dürfte. Das häufige Vorkommen von *D. xissleri* dürfte mit der Anlage von Forststraßen in Verbindung stehen, in denen sich regelmäßig die Elternarten *D. complanatum* und *D. alpinum* ansiedeln.

**Abstract: Ploidy of *Diphasiastrum* in Austria.** Almost 400 samples of *Diphasiastrum*, mainly from the province of Salzburg, were examined for their relative DNA content. The relative DNA content correlates with the known genome sizes and ploidy levels. *Diphasiastrum complanatum*, *D. xissleri*, and *D. alpinum* could be distinguished by their DNA content, with transitional values between *D. complanatum* and *D. xissleri*. Seven samples proved to be triploid, one of which was likely to be triploid *D. complanatum*, while the others were likely to be *D. complanatum* × *alpinum*. The frequent occurrence of *D. xissleri* is likely to be related to the creation of forest road embankments, where the parent species *D. complanatum* and *D. alpinum* regularly occur.

---

Thomas Gregor  
Senckenberg Forschungsinstitut und  
Naturmuseum, Abteilung Botanik und  
molekulare Evolutionsforschung,  
Senckenberganlage 25,  
60325 Frankfurt am Main;  
[thomas.gregor@senckenberg.de](mailto:thomas.gregor@senckenberg.de)

Juraj Paule  
Botanischer Garten Berlin,  
Freie Universität Berlin,

Königin-Luise-Straße 6–8, 14195 Berlin;  
[j.paule@bo.berlin](mailto:j.paule@bo.berlin)

Ralf Schwab  
Schillerstraße 26, 63179 Obertshausen;  
[ralf.schwab@online.de](mailto:ralf.schwab@online.de)

## 1. Einleitung

Die Verbreitung von *Diphasiastrum*-Sippen im Land Salzburg ist gut bekannt (SCHWAB 2015, 2017 & 2018). Nach BENNERT & al. (2011) sowie HANUŠOVÁ & al. (2014) unterscheiden sich die einzelnen Sippen in ihrem DNA-Gehalt, obwohl alle Sippen diploid ( $2n = 2x = 46$ ) sind (siehe z. B. DOSTÁL 1984). Lediglich *D. xissleri* und *D. xoellgaardii* lassen sich nicht sicher über den DNA-Gehalt trennen. Ein Elternteil dieser hybridogenen Arten ist *D. alpinum* und die anderen *D. complanatum* bzw. *D. tristachyum*, letztere besitzen in Mitteleuropa relativ ähnliche DNA-Gehalte nach BENNERT & al. (2011) von 5,76 bzw. 5,26 pg. In dieser Arbeit wollen wir prüfen, ob bei *Diphasiastrum*-Proben, die vor allem im Land Salzburg gesammelt wurden, eine Korrelation zwischen dem DNA-Gehalt und der Morphologie besteht und ob es Hinweise auf Hybridisierung gibt.

## 2. Methoden

Die durchflusszytometrischen Ploidiebestimmungen wurden am Institut für Ökologie, Evolution und Diversität der Goethe-Universität in Frankfurt am Main durchgeführt. Im Einzelnen wurde die relative Genomgröße mit Hilfe eines Durchflusszytometers (CyFlow Space; Firma Sysmex, Deutschland) gemessen. 392 Teile von Sprossbüscheln von 194 Fundorten wurden von Ralf Schwab in verschließbaren Plastikbeuteln gesammelt und im Gelände bestimmt. Diese wurden bis zur Analyse bei 4 °C aufbewahrt und innerhalb einer Woche gemessen. Die Blattproben und ein interner Standard (*Glycine max* cv. „Polanka“, DOLEŽEL & al. 1994) wurden mit

einer Rasierklinge in einer Petrischale mit 1 ml eiskaltem Otto-I-Puffer [0,1 m Zitronensäure, 0,5% Tween 20; OTTO 1990), DOLEŽEL & al. (2007)] zerkleinert. Die Suspension wurde mit Hilfe von Sysmex CellTrics® 30 µm filtriert. Die isolierten Zellkerne in der gefilterten Suspension wurden mit 1 ml Otto-II-Puffer (0,4 m Na<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> × 12H<sub>2</sub>O) gefärbt und für 10 Minuten bei Zimmertemperatur inkubiert. Als Färbemittel diente das für Adenin/Thymin spezifische Fluorochrom 4',6-Diamidin-2-Phenylindol (DAPI; 4 µg ml<sup>-1</sup>). Die relative Fluoreszenz wurde für 3000 Partikel bestimmt. Die relative Genomgröße wurde aus Fluoreszenz-Histogrammen mit Hilfe des Programmes FloMax v2.4d (Firma Partec, Deutschland) als das Verhältnis der Mittelwerte für Probe und Standard (Probe-Standard-Fluoreszenzverhältnis; PSF) bestimmt. Nur Histogramme mit Variationskoeffizienten von weniger als 5% wurden berücksichtigt.

Von den untersuchten Pflanzen wurden Belege im Herbarium Senckenbergianum Frankfurt am Main (FR) hinterlegt.

Statistische Analysen wurden mit der Software RStudio 2025.05.1 (Posit Team 2025) durchgeführt.

### 3. Ergebnisse

Tabelle 1 zeigt die Werte für das Probe-Standard-Fluoreszenzverhältnis (PSF) von untersuchten *Diphasiastrum*-Proben gegenüber Standard *Glycine max*. Klar abgesetzt sind die Werte triploider Pflanzen, wobei die PSF-Werte nur Hinweise zur Entstehung der triploiden Pflanzen geben. Eine sehr deutliche Trennung ergab sich zwischen *D. alpinum* (PSF 2,22–2,29) und *D. xissleri* (PSF 1,97–2,05). Zwischen *D. xissleri* und *D. complanatum* zeigte sich ein Übergangsbereich, der etwa bei PSF 1,8–1,9 lag. PSF-Werte für *D. complanatum* lagen bei 1,73–1,79.

Tab. 1: Ergebnisse der durchflusszytometrischen Untersuchungen bei *Diphasiastrum* aus Österreich; Kärnten (Ktn), Oberösterreich (Oö), Steiermark (Stmk) und Land Salzburg (Sbg). Ergebnisse der Messungen für einzelne Fundorte. – Results of flow cytometric analyses of *Diphasiastrum* from Austria; Carinthia (Ktn), Upper Austria (Oö), Styria (Stmk), and the province of Salzburg (Sbg). Results of measurements for individual locations.

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
<b><i>Diphasiastrum xzeilleri</i></b>			
27.08.2014	1,68	<i>D. xzeilleri</i>	Oö, Hausruckviertel, Schneeeggattern, zentraler Kobernaußerwald
<b><i>Diphasiastrum complanatum</i></b>			
07.10.2014	1,73	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Tamsweg, Pöllitz
06.10.2014	1,74	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg
10.10.2014	1,74	<i>D. complanatum</i> (2)	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
06.10.2014	1,74	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Kendlbruck, Mühlbachtal
06.10.2014	1,74	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,74	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
27.08.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Oö, Innviertel, Schneeeggattern, zentraler Kobernaußerwald
06.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i> (2)	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
07.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg
06.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
10.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Zankwarn, Zankwarner Berg
10.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
27.08.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
06.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,75	<i>D. complanatum</i>	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
17.10.2014	1,75	D. complanatum (10)	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
27.08.2014	1,75	D. complanatum (2)	Sbg, Pinzgau, Krimml, Rabenkopf
10.10.2014	1,75	D. complanatum (2)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Tweng
07.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Andrä, Femwald
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
07.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
06.10.2014	1,75	D. complanatum (3)	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
20.10.2017	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Hinterweißpriach, Karneitschen
07.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
10.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Pongau, Mühlbach, Hochglockner
06.10.2014	1,75	D. complanatum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
17.10.2014	1,76	D. complanatum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
17.10.2014	1,76	D. complanatum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
17.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
17.10.2014	1,76	D. complanatum (2)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
06.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
06.10.2014	1,76	D. complanatum (2)	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
27.08.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pinzgau, Bramberg, Wildkogel
07.10.2014	1,76	D. complanatum (2)	Sbg, Lungau, Göriach, Göriachtal
15.10.2014	1,76	D. complanatum (2)	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
16.09.2015	1,76	D. complanatum (3)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg
20.10.2017	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Radstadt, Vorderes Labeneck
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
06.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Tamsweg, Pöllitz
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Dorfgastein, Bernkogel
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmatal
06.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, Tamsweg, Pöllitz
17.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
07.10.2014	1,76	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
17.10.2014	1,76	D. complanatum (2)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
17.10.2014	1,77	D. complanatum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
20.10.2017	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
10.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Zankwarn, Zankwarner Berg
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Pongau, Radstadt, Labeneck – Stubhöhe
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Bundschuh, Heubachrücken
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
06.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
20.10.2017	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Haiden, Vorderwald
07.10.2014	1,77	D. complanatum (2)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
07.10.2014	1,77	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
20.10.2017	1,78	D. complanatum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
07.10.2014	1,78	D. complanatum	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
07.10.2014	1,78	D. complanatum (2)	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
10.10.2014	1,79	D. complanatum	Sbg, Pongau, Filzmoos, Rötelstein
15.10.2014	1,79	D. complanatum	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
27.08.2014	1,79	D. complanatum (2)	Sbg, Pinzgau, Saalbach, Schattberg
20.10.2017	1,79	D. complanatum (2)	Ktn, Spittal an der Drau, Rennweg, Hirneck
<b>Rechnerischer Übergangsbereich <i>Diphasiastrum complanatum</i> zu <i>D. xissleri</i></b>			
20.10.2017	1,80	D. complanatum	Sbg, Lungau, Göriach, Göriachtal
06.10.2014	1,80	D. complanatum × xissleri	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg, Abb. 3
20.10.2017	1,80	D. complanatum	Sbg, Lungau, Lessach, Lercheck
27.08.2014	1,83	D. complanatum	Sbg, Pinzgau, Saalbach, Schattberg
07.10.2014	1,85	D. complanatum × xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	1,88	D. complanatum × xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg, Abb. 4
15.10.2014	1,90	D. xissleri	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
<b><i>Diphasiastrum xoellgaardii</i></b>			
27.08.2014	1,93	D. xoellgaardii	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
<b><i>Diphasiastrum xissleri</i></b>			
10.10.2014	1,97	D. xissleri	Sbg, Pongau, Radstadt, Labeneck – Stubhöhe
28.09.2017	1,98	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Duregg
10.10.2014	1,98	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
06.10.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
10.10.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
10.10.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
10.10.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
27.08.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
17.10.2014	1,98	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittsberg
06.10.2014	1,98	D. xissleri	Sbg, Lungau, Lessach, Lercheck

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg
27.08.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
10.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Wagrain, Sonntagkogel
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg
17.10.2014	1,99	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
17.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
27.08.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Bramberg, Wildkogel
27.08.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Oberweißburg - Lamm, Zickenberg
07.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
17.10.2014	1,99	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
07.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
28.09.2017	1,99	D. xissleri	Oö, Innviertel, Mettmach, nördlicher Kobernaufserwald
10.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
06.10.2014	1,99	D. xissleri (2)	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
17.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Taxenbach, Hennkarköpfel
17.10.2014	1,99	D. xissleri (2)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
27.08.2014	1,99	D. xissleri	Oö, Innviertel, Schneegattern, zentraler Kobernaufserwald
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Obertauern, Plattenspitze
10.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
27.08.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
10.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
06.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
15.10.2014	1,99	D. xissleri	Sbg, Flachgau, Mattsee, Buchberg
27.08.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Lessach, Lercheck
10.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
06.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
06.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Mauterndorf, Speiereck
27.08.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pinzgau, Krimml, Rabenkopf
06.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
13.08.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
27.08.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Saalbach, Schattberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
15.10.2014	2,00	D. xissleri (3)	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
17.10.2014	2,00	D. xissleri (9)	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
27.08.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pinzgau, Saalbach, Schattberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri (4)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
16.09.2015	2,00	D. xissleri (6)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
17.10.2014	2,00	D. xissleri (6)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
10.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Dorfgastein, Arlspitze
17.10.2014	2,00	D. xissleri (2)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
20.10.2017	2,00	D. xissleri (2)	Sbg, Lungau, Hinterweißpriach, Karneitschen
20.10.2017	2,00	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg
17.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Taxenbach, Gschwandtnerberg
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
27.08.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Bramberg, Wildkogel
15.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
06.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Kendlbruck, Mühlbachtal
27.08.2014	2,00	D. xissleri	Oö, Innviertel, Schneegattern, zentraler Kobernaußerwald
15.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
20.10.2017	2,00	D. xissleri	Ktn, Spital an der Drau, Rennweg, Hirneck
10.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Pongau, Radstadt, Labeneck – Stubhöhe
06.10.2014	2,00	D. xissleri	Sbg, Lungau, Mauterdorf, Speiereck
15.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Kleinarl, Gründegg
27.08.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Zell am See, Hundstein
15.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Kleinarl, Gründegg
06.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
06.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Mariapfarr, Mitterberg
10.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
06.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Kendlbruck, Mühlbachtal
17.10.2014	2,01	D. xissleri (7)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
15.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Kleinarl, Gründegg
17.10.2014	2,01	D. xissleri (2)	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Zwölferkogel
07.10.2014	2,01	D. xissleri (4)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	2,01	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Mühlbach, Hochglockner
10.10.2014	2,01	D. xissleri (4)	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
10.10.2014	2,01	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
17.10.2014	2,01	D. xissleri (5)	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
20.10.2017	2,01	D. xissleri (2)	Sbg, Lungau, Hinterweißpriach, Karneitschen
15.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Wagrain, Griesenkareck Nord
07.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Göriachtal, Untere Piendlalm
07.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Rötstein
17.10.2014	2,01	D. xissleri	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
15.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
10.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
06.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
07.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg
20.10.2017	2,01	D. xissleri	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
17.10.2014	2,01	D. xissleri	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
10.10.2014	2,02	D. xissleri (2)	Sbg, Pinzgau, Dienten, Kollmannsegg
07.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
15.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Pongau, Kleinarl, Gründegg
10.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
15.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
10.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Pongau, Dorfgastein, Arlspitze
15.10.2014	2,02	D. xissleri	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
15.10.2014	2,03	D. xissleri	Sbg, Pongau, Wagrain, Griesenkareck Nord
10.10.2014	2,03	D. xissleri	Sbg, Pongau, Dorfgastein, Arlspitze
15.10.2014	2,03	D. xissleri (2)	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
10.10.2014	2,04	D. xissleri	Sbg, Pongau, Bad Hofgastein, Türchlwand
15.10.2014	2,05	D. xissleri (2)	Sbg, Pongau Flachau, Griesenkareck Ost
<b><i>Diphasiastrum alpinum</i></b>			
07.10.2014	2,22	D. alpinum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
06.10.2014	2,22	D. alpinum	Sbg, Lungau, Kendlbruck, Mühlbachtal
07.10.2014	2,22	D. alpinum	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg
06.10.2014	2,22	D. alpinum	Sbg, Lungau, Kendlbruck, Mühlbachtal
10.10.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
27.08.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Hollersbach, Pihapper
10.10.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
15.10.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pongau, Kleinarl, Gründegg
10.10.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
10.10.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
27.08.2014	2,23	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Saalbach, Schattberg
17.10.2014	2,23	D. alpinum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
06.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Lungau, Lessach, Lercheck
17.10.2014	2,24	D. alpinum	Oö, Innviertel, Schneegattern, zentraler Kobernaußerwald
07.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
17.10.2014	2,24	D. alpinum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
06.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Lungau, Thomatal, Fegendorfer Kopf
06.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
10.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
07.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
10.10.2014	2,24	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Radstadt, Labeneck – Stubhöhe
10.10.2014	2,24	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
10.10.2014	2,24	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
17.10.2014	2,24	D. alpinum (3)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	2,24	D. alpinum	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
17.10.2014	2,24	D. alpinum (2)	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg
10.10.2014	2,24	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Filzmoos, Rötelsein
10.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttau, Breitspitz
07.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
27.08.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Zell am See, Hundstein
27.08.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Krimml, Rabenkopf
17.10.2014	2,25	D. alpinum	Stmk, Liezen, Ramsau, Rittisberg

Analysedatum	PSF	Taxon morphologisch (>1 Messung)	Ort
10.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pongau, Großarl, Ellmautal
13.08.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Tennengau, St. Martin, Gerzkopf
10.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pongau, Dorfgastein, Arlspitze
10.10.2014	2,25	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Radstadt, Roßbrand
17.10.2014	2,25	D. alpinum (15)	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Stimmelhöhe
10.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Dienten, Kollmannsegg
15.10.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
27.08.2014	2,25	D. alpinum	Sbg, Pinzgau, Zell am See, Hundstein
17.10.2014	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Pinzgau, Stuhlfelden, Zwölferkogel
20.10.2017	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Filzmoos, Roßbrand
15.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
10.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Flachau, Griesenkareck Ost
10.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Eben, Höllberg
15.10.2014	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
10.10.2014	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Bischofshofen, Vorderkeil
15.10.2014	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
10.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
15.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
15.10.2014	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
16.09.2015	2,26	D. alpinum (2)	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
15.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Wagrain, Griesenkareck Nord
15.10.2014	2,26	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
10.10.2014	2,27	D. alpinum	Sbg, Pongau, Radstadt, Roßbrand
10.10.2014	2,27	D. alpinum (2)	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
10.10.2014	2,28	D. alpinum	Sbg, Pongau, Bad Gastein, Graukogel
15.10.2014	2,29	D. alpinum	Sbg, Pongau, Hüttschlag, Kreuzkogel
07.10.2014	2,29	D. alpinum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
<b>Triploide</b>			
07.10.2014	2,80	D. complanatum	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	2,90	D. complanatum × xissleri (3)	Sbg, Lungau, Tamsweg, Schwarzenberg; Abb. 2
06.10.2014	3,08	D. xissleri	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
16.09.2015	3,09	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
07.10.2014	3,10	D. alpinum × xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg
20.10.2017	3,12	D. alpinum × xissleri	Sbg, Lungau, Sauerfeld, Sauerfelder Wald
07.10.2014	3,14	D. xissleri	Sbg, Lungau, St. Michael, Katschberg

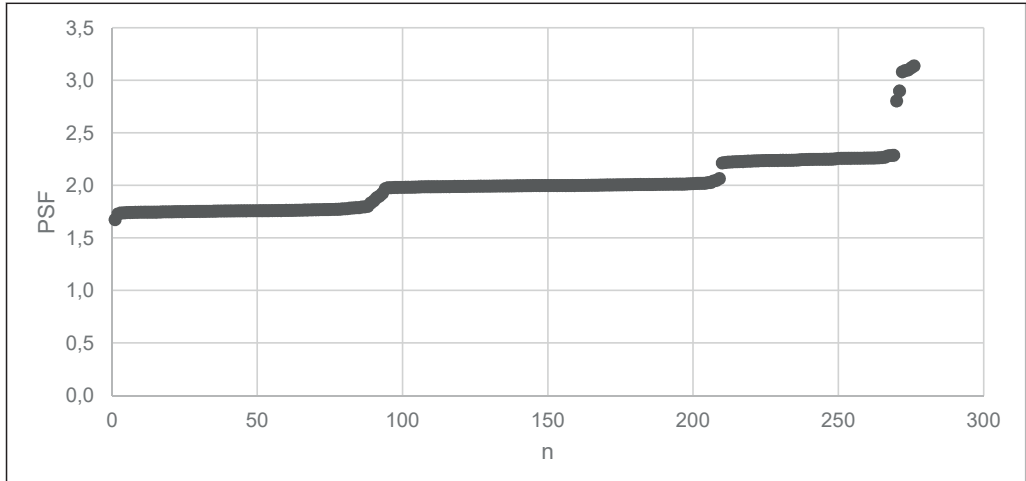


Abb. 1: Probe-Standard-Fluoreszenzverhältnisse (PSF) der untersuchten *Diphasiastrum*-Proben aus Österreich. – Sample-standard fluorescence ratios (PSF) of the studied *Diphasiastrum*-samples from Austria.



Abb. 2: *Diphasiastrum* triploid Typ ACC, Tamsweg: Schwarzenberg; R. Schwab, 16.9.2013. Auffällig sind bei dieser großen Pflanze die unterschiedlich ausgebildeten Sporophyllstände, die meist ungestielt und einzeln stehend wie bei *D. xissleri* ausgebildet sind, aber auch gestielt sein können. Daneben treten vereinzelt auch Sporophyllstände auf, bei denen mehrere gemeinsam auf einem langen Stiel stehen und damit dem typischen Sporenstand eines *D. complanatum* entsprechen (Bildmitte). In diesem Fall handelt es sich nicht um eine eigenständige Pflanze von *D. complanatum*, wie sie andernorts zwischen Pflanzen von *D. xissleri* durchaus vorkommt. Die sterilen Äste ähneln mit ihrer Beblätterung einem *D. xissleri*. – *Diphasiastrum* triploid type ACC, Tamsweg: Schwarzenberg; R. Schwab, 16.9.2013. This large plant is notable for its differently formed sporophyll clusters, which are mostly sessile and solitary, as in *D. xissleri*, but can also be stalked. In addition, there are also isolated sporophyll clusters in which several sporophylls stand together on a long stalk, corresponding to the typical spore cluster of *D. complanatum* (center of image). In this case, it is not an independent plant of *D. complanatum*, as is often found elsewhere among *D. xissleri* plants. The sterile branches resemble *D. xissleri* in their foliage.



Abb. 3: Zwischenform von *D. complanatum* und *D. xissleri*, Mariapfarr: Mitterberg; R. Schwab, 20.9.2014. Die links zu sehenden Sporenstände mit einem endständigen doppelten Sporophyllstand und einem deutlich weiter unten abzweigenden kommen normalerweise in dieser Form bei keiner *Diphasiastrum*-Sippe vor. Daneben finden sich kürzer gestielte Einzelkeulchen, die aus einem gemeinsamen Sprossende entspringen sowie Sporophyllstände die *D. xissleri* entsprechen (rechts im Bild). An anderen Stellen zeigte diese Pflanze auch auf langen, sanft hin- und her gebogenen Stielen stehende lange Einzelsporophyllstände. Die sterilen Äste ähneln mit ihrer Beblätterung *D. complanatum*. – Intermediate of *D. complanatum* and *D. xissleri*, Mariapfarr: Mitterberg; R. Schwab, 20.9.2014. The spore stands visible on the left with a terminal double sporophyll stand and one branching off significantly further down. This does not normally occur in any *Diphasiastrum* species. Next to them are shorter-stemmed single clubs, which emerge from a common shoot tip. This plant also forms sporophyll stands corresponding to *D. xissleri* (right side of the image). In other places, this plant also showed long, single sporophyll stands on long, gently curved stems. The sterile branches resemble *D. complanatum* in their foliage.



Abb. 4: Zwischenform von *D. complanatum* und *D. xissleri*, St. Michael: Katschberg; R. Schwab, 15.9.2013. Diese Pflanze fällt durch ihren bandförmigen Wuchs auf. Verzweigungen fehlen weitgehend. Die hier nicht abgebildeten Sporophyllstände und die Beblätterung der sterilen Äste ähneln *D. complanatum*. – Intermediate of *D. complanatum* and *D. xissleri*, St. Michael: Katschberg; R. Schwab, 15.9.2013. This plant is notable for its ribbon-like growth habit, largely without branching. The sporophyll positions and foliage of the sterile branches, not shown here, resemble *D. complanatum*.

#### 4. Diskussion

Unsere Ergebnisse bestätigen die von BENNERT & al. (2011) und HANUŠOVÁ & al. (2014) gefundenen Abstufungen in den DNA-Mengen der

*Diphasiastrum*-Taxa. Determinationskoeffizient zwischen hier gemessenen relativen DNA Gehalten und anderen Studien  $R^2 = 0,999$ ,  $p = 0,029$ .

Tab. 2: Mittelwerte der Genomgrößen der einzelnen Taxa. (Determinationskoeffizient zwischen hier gemessenen relativen DNA Gehalten und anderen Studien  $R^2 = 0,999$ ,  $p = 0,029$ ). – Average genome size values for individual taxa.

A: Mittelwerte der relativen Genomgrößen gegenüber *Glycine max* (diese Studie). – Mean values of relative genome sizes compared to *Glycine max* (this study).

B: Mittelwerte der relativen Genomgrößen gegenüber *Agave sisalana* nach BENNERT & al. (2011). – Mean values of relative genome sizes compared to *Agave sisalana* according to BENNERT & al. (2011).

C: Mittelwerte der absoluten Genomgrößen (in pg) nach BENNERT & al. (2011). – Mean values of absolute genome sizes (in pg) according to BENNERT & al. (2011).

D: Mittelwerte der absoluten Genomgrößen (in pg) nach HANUŠOVÁ & al. (2014) für Mitteleuropa. – Average values of absolute genome sizes (in pg) according to HANUŠOVÁ & al. (2014) for Central Europe.

	A	B	C	D
<i>D. alpinum</i>	2,25 ± 0,02	0,32 ± 0,01	7,52	7,26
<i>D. complanatum</i>	1,76 ± 0,01	0,25 ± 0,01	5,76	5,51
<i>D. tristachyum</i>	-	0,23 ± 0,01	5,26	5
<i>D. xissleri</i>	2,00 ± 0,01	0,28 ± 0,01	6,64	6,29
<i>D. xoellgaardii</i>	1,93	0,27 ± 0,01	6,39	6,33
<i>D. xzeilleri</i>	1,68	0,24 ± 0,01	5,53	5,27

Nach SCHNITTLER & al. (2019) handelt es sich bei *D. xissleri*, *D. xoellgaardii* und *D. xzeileri* um langlebige F1-Hybride, die sich nicht fortpflanzen. Auch BENNERT & al. (2011) sahen die Integrität der Ausgangsarten nicht durch Rückkreuzungen mit den Hybriden bedroht. Auch NARDI & al. (2022) identifizierten mit Hilfe von AFLP *D. xissleri* als eine F1-Hybride, wobei die untersuchten Pflanzen großenteils mit unserem identisch waren.

Unsere Ergebnisse zeigen eine klare Trennung der PSF-Werte zwischen *D. xissleri* und *D. alpinum*, jedoch einen kontinuierlichen Übergang der Werte zwischen *D. complanatum* und *D. xissleri* zwischen 1,8–1,9. Individuen aus diesem Bereich wurden teilweise auch als *D. complanatum* × *issleri* angesprochen, das heißt eine klare Zuordnung der Individuen war im Gelände nicht möglich. Dies deutet darauf hin, dass es zu Hybridisierung zwischen *D. complanatum* und *D. xissleri* kommen kann. Auch von HANUŠOVA & al. (2014) wurde eine deutliche Trennung der Genomgrößen zwischen *D. xissleri* und *D. alpinum* sowie ein kontinuierlicher Übergang zwischen *D. complanatum* und *D. xissleri* gefunden.

*Diphasiastrum xissleri* ist heute im Land Salzburg etwa so häufig wie *D. complanatum*. Wie die Verhältnisse im 19. Jahrhundert waren, lässt sich nicht sicher ermitteln, da damals *D. xissleri* noch nicht unterschieden wurde (SAUTER 1879). Sauter nennt aber „sonnige, mit Heidelbeersträuchern besetzte und moosreiche, felsigen Gehänge[n] der Alpen“ als Lebensraum für *D. alpinum* und „buschige und waldige Abhänge der Hügel“ für *D. complanatum*, so dass die beiden Arten damals offenbar nicht regelmäßig an gleichen Standorten vorkamen. Auf den vor allem in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts angelegten Böschungen von Forststraßen (SCHWAB 2017) kommen sowohl *D. complanatum* als Art lichter Wälder als auch *D. alpinum* als Heidebewohner vor und ermöglichten die vielfache Entstehung der Hybride *D. xissleri*. Hybridisierungen in neu entstandenen Biotopen sind öfters beobachtet worden (ABBOTT & al. 2013).

Eine Probe wurde *D. xoellgaardii*, der Hybride aus *D. tristachyum* und *D. alpinum* zugeordnet, eine andere *D. xzeileri*, der Hybride aus *D. complanatum* und *D. tristachyum*. *Diphasiastrum tristachyum* wurde von SCHWAB (2017) im Land Salzburg nicht gefunden. Jedoch lässt das Auftreten dieser beiden Hybriden darauf

schließen, dass Gametophyten dieser Art sporadisch im Boden vorhanden sind.

Das Vorkommen triploider Hybriden wurde bereits von BENNERT & al. (2011) festgestellt, wobei hier nur die drei Ausgangsarten beteiligt waren. Vier der sieben festgestellten triploiden Pflanzen wurden am Katschberg auf ca. 20 m Forststraße gefunden. Eine solche Häufung lässt auf einen gemeinsamen Ursprung dieser Pflanzen schließen. Unter den triploiden Pflanzen gab es äußerst vitale Pflanzen, die viele Sporenstände ausgebildet hatten und auch Kümmerformen. Die triploiden Pflanzen lassen sich nach den Genomgrößen in fünf Fällen eine Entstehung als AAC (PSF ca. 3,1), in einem Fall als ACC (PSF 2,9) und in einem weiteren Fall als CCC (PSF 2,8) vermuten [A = *D. alpinum*; C = *D. complanatum*]. Nach NARDI & al. (2020) handelte es sich dabei zumindest teilweise um Rückkreuzungen von *D. xissleri* mit ihren Ausgangsarten. Unter den ca. 390 von uns untersuchten Pflanzen befanden sich sieben triploide, was einen Anteil von 1,8 % entspricht.

## 5. Danksagung

Für die Zusammenarbeit danken wir der Universität Salzburg und insbesondere Prof. Dr. Andreas Tribsch aus dem Fachgebiet Botanik.

## 6. Literatur

- ABBOTT, R., ALBACH, D., ANSELL, S., ARNTZEN, J. W., BAIRD, S. J. E., BIERNE, N., BOUGHMAN, J., BRELSFORD, A., BUERKLE, C. A., BUGGS, R., BUTLIN, R. K., DIECKMANN, U., EROUKHMANOFF, F., GRILL, A., CAHAN, S. H., HERMANSEN, J. S., HEWITT, G., HUDSON, A. G., JIGGINS, C., JONES, J., KELLER, B., MARCZEWSKI, T., MALLETT, J., MARTINEZ-RODRIGUEZ, P., MÖST, M., MULLEN, S., NICHOLS, R., NOLTE, A. W., PARISOD, C., PFENNIG, K., RICE, A. M., RITCHIE, M. G., SEIFERT, B., SMADJA, C. M., STELKENS, R., SZYMURA, J. M., VÄINÖLÄ, R., WOLF, J. B. W. & ZINNER, D. 2013: Hybridization and speciation. – *J. Evol. Biol.* 26: 229–246. – <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x>
- BENNERT, H. W., HORN, K., KAUTH, M., FUCHS, J., BISGAARD JAKOBSEN, I. S., ØLLGAARD, B., SCHNITTLER, M., STEINBERG, M.

- & VIANE, R. 2011: Flow cytometry confirms reticulate evolution and reveals triploidy in Central European *Diphasiastrum* taxa (*Lycopodiaceae*, *Lycophyta*). – *Ann. Bot. (Oxford)* 108: 867–876. – <https://doi.org/10.1093/aob/mcr208>
- DOLEŽEL, J., DOLEŽELOVÁ, M. & NOVÁK, F. J. 1994: Flow cytometric estimation of nuclear DNA amount in diploid bananas (*Musa acuminata* and *M. balbisiana*). – *Biol. Pl.* 36: 351–357. – <https://doi.org/10.1007/BF02920930>
- , GREILHUBER, J. & SUDA, J. 2007: Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nat. Protoc.* 2: 2233–2244. – <https://doi.org/10.1038/nprot.2007.310>
- DOSTÁL, J. 1984: *Lycopodiaceae*. – p. 17–42. In: KRAMER, K. U. (ed.), *Hegi. Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 1(1), ed. 3. – Berlin & Hamburg: Parey.
- HANUŠOVA, K., EKRT, L., VÍT, P., KOLÁR, P. & URFUS, T. 2014: Continuous Morphological Variation Correlated with Genome Size Indicates Frequent Introgressive Hybridization among *Diphasiastrum* Species (*Lycopodiaceae*) in Central Europe. – *PLoS ONE* 9: e99552. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099552>
- NARDI, F. D., SCHWAB, R., PAULE, J., SCHNÖLL, D., GREGOR, T. & TRIBSCH, A. 2022: Asymmetrical, but rare backcrossing in *Diphasiastrum* × *issleri* in the province of Salzburg. – p. 33. In: 20. Österreichisches Botaniker:innentreffen / 20<sup>th</sup> Meeting of Austrian Botanists. – Salzburg.
- OTTO, F. 1990: DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA. – *Meth. Cell Biol.* 33: 105–110. – [https://doi.org/10.1016/s0091-679x\(08\)60516-6](https://doi.org/10.1016/s0091-679x(08)60516-6)
- POSIT TEAM 2025: RStudio: Integrated Development Environment for R. Posit Software, PBC, Boston, MA; <http://www.posit.co>. – aufgerufen am 12.1.2016.
- SAUTER, A. 1879: *Flora der Gefäßpflanzen des Herzogthums Salzburg*, ed. 2. – Salzburg: Mayer. SCHNITTLER, M., HORN, K., KAUFMANN, R., RIMGAILÉ-VOICIK, R., KLAHR, A., BOG, M., FUCHS, J. & BENNERT, H. W. 2019: Genetic diversity and hybrid formation in Central European club-mosses (*Diphasiastrum*, *Lycopodiaceae*) — New insights from cp microsatellites, two nuclear markers and AFLP. – *Mol. Phylogenet. Evol.* 131: 181–192. – <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.11.001>
- SCHWAB, R. 2015: Eigentlicher und Issler-Flachbärlapp (*Diphasiastrum complanatum* und *D. issleri*) in Salzburg. – *NaturLand Salzburg* 22/1: 23–27.
- 2017: Forststraßenböschungen als bedeutender Lebensraum für verschiedene Bärlappsippen im Bundesland Salzburg und angrenzenden Gebieten. – *Stapfia* 107: 51–118.
- 2018: Erratum zu: Schwab R. (2017): Forststraßenböschungen als bedeutender Lebensraum für verschiedene Bärlappsippen im Bundesland Salzburg und angrenzenden Gebieten. – *Stapfia* 107: 51–118. – *Stapfia* 109: 229–233.