

Equisetum xalsaticum (Equisetaceae, Pteridophyta) in Mitteleuropa

MARCUS LUBIENSKI & H. WILFRIED BENNERT

Kurzfassung

Unter dem Namen *Hippochaete alsatica* wurde von FUCHS-ECKERT (1980) aus dem Elsaß eine Schachtelhalmsippe beschrieben, die morphologisch zwischen *E. hyemale* und *E. xtrachyodon* vermittelt. BENNERT et al. (2005) konnten nachweisen, daß es sich hierbei um eine triploide Schachtelalm-Hybride handelt. Mehrere Möglichkeiten für die Entstehung solcher triploider Pflanzen sind denkbar. Am wahrscheinlichsten ist die Beteiligung diploider Gametophyten (Prothallien), die sich aus Diplosporen bilden (also unreduzierten Sporen, welche dieselbe Chromosomenzahl wie der elterliche Sporophyt besitzen). Aus Literaturbefunden geht hervor, daß solche Diplosporen regelmäßig von diploiden Hybriden aus der Untergattung *Hippochaete* gebildet werden.

Wegen der partiellen Übereinstimmung der Genome von diploiden Eltern sowie diploiden und triploiden Hybriden, die alle eine nicht unbeträchtliche standörtliche Variabilität aufweisen, zeigen diese Schachtelhalme in der Natur nahezu ein Formenkontinuum, das eine Abgrenzung der einzelnen Sippen und Cytotypen erschwert. Für *E. xalsaticum* werden Merkmale beschrieben, die eine Unterscheidung von den diploiden Vorfahren (*E. hyemale* und *E. xtrachyodon*) erlauben. Die aktuell bekannte Verbreitung von *E. xalsaticum* wird in einer Verbreitungskarte und detailliert in einer Fundortliste dargestellt. Die Frage, ob diese triploide Hybride mehrfach örtlich und zeitlich unabhängig voneinander entstanden ist oder ob sie sich dank ihrer ausgeprägten vegetativen Vermehrungsfähigkeit entlang des Rheins ausgebreitet hat, muß offen bleiben.

Der von PHILIPPI (1990, 1993) vorgeschlagene, aber formal nicht korrekt umkombinierte Name *Equisetum xalsaticum* wird in der vorliegenden Arbeit validiert.

Abstract

Equisetum xalsaticum (Equisetaceae, Pteridophyta) in Central Europe

Under the name *Hippochaete alsatica* FUCHS-ECKERT (1980) described a horsetail from the Alsace, which is morphologically intermediate between *E. hyemale* and *E. xtrachyodon*. BENNERT et al. (2005) demonstrated that this taxon represents a triploid hybrid. Several modes of origins of such triploids are reasonable. Most likely, however, diploid gametophytes (prothallia) are involved which develop from diplospores (unreduced spores possessing the same chromosome number as the parent sporophyte). It is known from literature that such

diplospores are regularly formed in diploid hybrids of subgenus *Hippochaete*.

In nature, these horsetails display an almost complete morphological continuum which renders separation of the individual taxa and cytotypes difficult. This is because the diploid parents and the diploid as well as the triploid hybrids share single genomes, but it is also due to a remarkable morphological plasticity. We describe characters of *E. xalsaticum* that allow the separation from the diploid parents (*E. hyemale* und *E. xtrachyodon*). The presently known distribution of *E. xalsaticum* is shown in a distribution map and detailed information is additionally listed. Whether this triploid hybrid has originated several times and at different places or whether it spread along the Rhine by means of its extensive capacity of vegetative reproduction, is a question that remains unanswered.

The name *Equisetum xalsaticum* was first used by PHILIPPI (1990, 1993), but his new combination was formally incorrect; in this paper it is validated.

Autoren

MARCUS LUBIENSKI, Am Quambusch 25, D-58135 Hagen, Tel.: 0 23 31 / 377 94 89, E-Mail: m.lubienksi@gmx.de (korrespondierender Autor).

Prof. Dr. H. WILFRIED BENNERT, Spezielle Botanik, Ruhr-Universität Bochum, Universitätsstraße 150, D-44780 Bochum.

1. Einleitung

Die Gattung *Equisetum* umfaßt zwei deutlich voneinander abgrenzbare Untergattungen, *Equisetum* und *Hippochaete*, denen manchmal auch der Rang eigenständiger Gattungen zugebilligt wird. Wegen der Merkmalsarmut der Schachtelhalme (so sind im Gegensatz zu den echten Farne die Blätter zu Mikrophyllen reduziert), aber auch wegen der beachtlichen standörtlichen Variabilität und des Auftretens von Hybriden war die Abgrenzung von Arten schwierig und lange Zeit umstritten. Vor allem in den Floren und systematischen Werken, die im ausklingenden 19. und zu Beginn des 20. Jahrhunderts publiziert wurden, findet sich eine schier endlose Fülle von Namen, die sich überwiegend auf infraspezifische Taxa

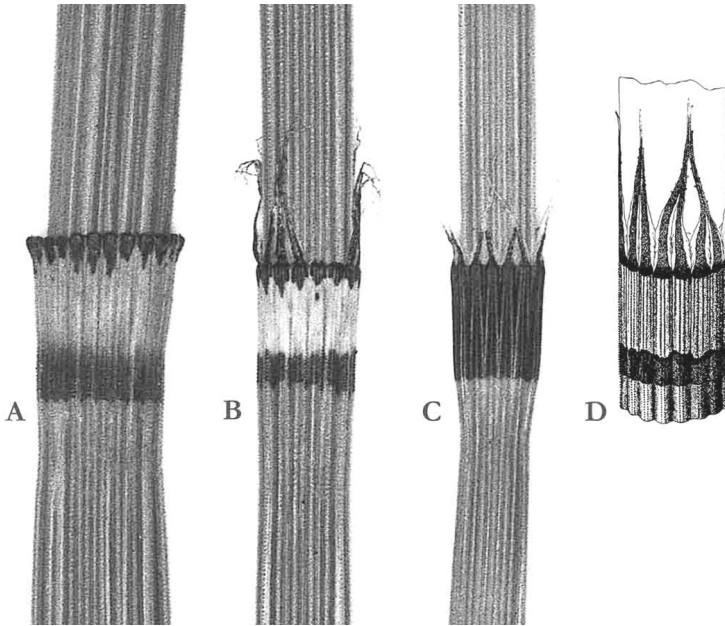


Abbildung 1. Sproßachsen und Blattscheiden von *Equisetum hyemale* (A), *Equisetum xalsaticum* (B) sowie *Equisetum xtrachyodon* (C); zum Vergleich ist rechts (D) *Equisetum hyemale* var. *doellii* MILDE (Zeichnung aus LUERSSSEN 1889) dargestellt.

beziehen. Aus heutiger Sicht haben diese zu meist keinen besonderen systematischen Wert, da es sich vor allem um standörtliche Modifikationen handelt. MILDE (1865) beschreibt in seiner grundlegenden und immer noch unübertroffenen Monographie 25 Arten. HAUKE (1963, 1978), der als letzter beide Untergattungen weltweit bearbeitet und kritisch revidiert hat, erkennt lediglich 15 Arten an; seine Artumgrenzung gilt als gut fundiert und wird heute allgemein akzeptiert.

Zu dem lang andauernden systematischen Wirrwarr haben auch die zahlreichen Hybriden beigetragen, deren Existenz lange Zeit umstritten war (LUBIENSKI et al. 2004). Obwohl zwischenartliche Hybridisierung immer wieder diskutiert wurde (von MILDE bereits 1858 und 1865), gelang es erst MANTON (1950), das Vorkommen von natürlichen Bastarden überzeugend zu belegen, und zwar durch ihre cytologischen Untersuchungen an drei Sippen, die bis dahin als Arten oder Varietäten behandelt worden waren (*E. xlitorale*, *E. xmoorei* und *E. xtrachyodon*). Bereits im 19. Jahrhundert war aufgefallen, daß *E. xmoorei* und *E. xtrachyodon* morphologisch eine Mittel-

stellung zwischen den Elternarten einnehmen. MILDE (1863, 1865) führt *E. xmoorei* (*E. hyemale* × *E. ramosissimum*) unter dem Namen *E. hyemale* var. *schleicheri* und bewertet *E. xtrachyodon* (*E. hyemale* × *E. variegatum*) als eigenständige Art. Außerdem beschrieb er (MILDE 1862) eine Varietät von *E. variegatum* (*E. variegatum* var. *meridionale*), die 1929 von CHIOVENDA als Hybride zwischen *E. ramosissimum* und *E. variegatum* gedeutet wurde (*E. xmeridionale*).

Selbst Pflanzen, die morphologisch zwischen einer Art und einer (diploiden) Primärhybride vermitteln, waren den frühen Botanikern bereits aufgefallen. MILDE (1863, 1865) beschreibt eine Sippe, die zwischen *E. hyemale* und *E. xtrachyodon* steht, als *E. hyemale* var. *doellii*. Benannt ist diese Varietät nach J. CH. DÖLL, der diese Form als erster im Oberrheingebiet sammelte (DÖLL 1843 & 1857). Mehr als ein Jahrhundert später beschreibt FUCHS-ECKERT (1980) eine solche intermediäre Sippe als *Hippochaete alsatica* und billigt ihr damit Artrang zu. Zusammen mit F. GEISSERT¹ hatte er sie in den 1950er Jahren auf der elsässischen Rheinseite gesammelt. An der Typuslokalität (zwischen Drusenheim und Dalhunden) wächst außer diploidem *E. hyemale* und der diploiden Hybride *E. xtrachyodon* eine triploide Hybridsippe (BENNERT et al. 2005), die morphologisch genau dem Typusbeleg von FUCHS-ECKERT

¹ Bei der von GEISSERT (1958) als neue Form von *E. xtrachyodon* veröffentlichten Pflanze handelt es sich um eine andere (jedoch ebenfalls hybridogen entstandene) *Hippochaete*-Sippe.

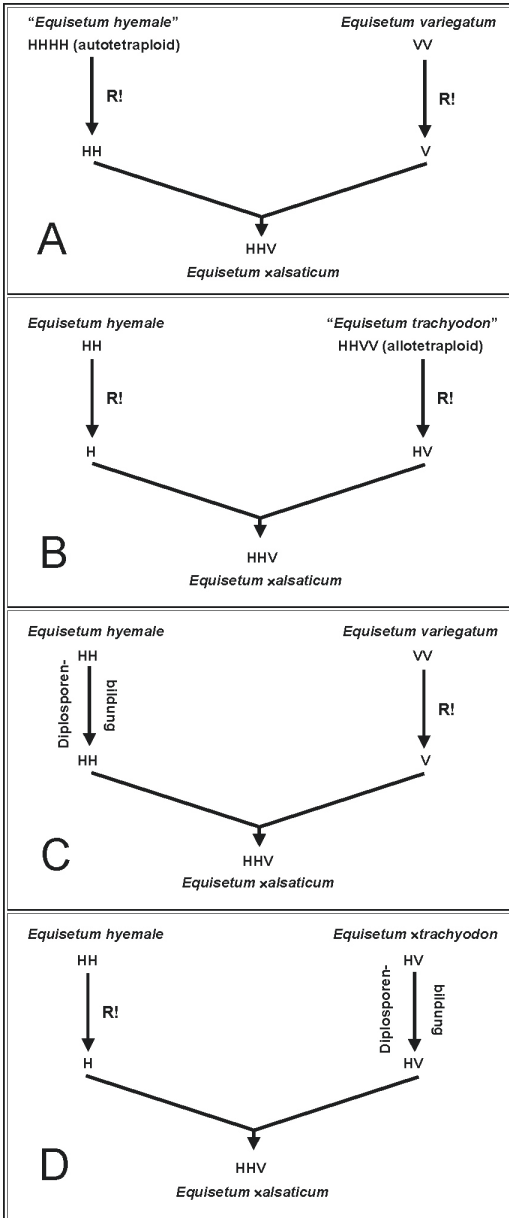


Abbildung 2. Theoretisch mögliche Wege der Entstehung von triploidem *Equisetum xalsaticum*; die Großbuchstaben kennzeichnen Genome folgender Arten: H: *Equisetum hyemale*, V: *Equisetum variegatum*; R!: Meiose; die Namen der in der Natur unbekannt tetraploiden Sippen sind in Anführungszeichen gesetzt (bei a und b); weitere Erläuterungen im Text.

(BERN) entspricht. Damit kann kein Zweifel daran bestehen, daß der Name *Hippochaete alsatica* sich auf das triploide Taxon bezieht, dem BENNERT et al. (2005) die Genomformel HHV (H bezeichnet ein Genom von *E. hyemale*, V ein solches von *E. variegatum*) zugeschrieben haben. FUCHS-ECKERT (1980) betont, daß *Hippochaete alsatica* nicht mit MILDES *E. hyemale* var. *doellii* identisch ist. Diese Frage kann erst nach Studium des Typusmaterials von var. *doellii* definitiv geklärt werden. Unsere Herbarstudien haben allerdings gezeigt, daß die Zeitgenossen von MILDE und nachfolgende Botaniker verschiedene *Hippochaete*-Sippen, insbesondere eine weitere triploide Hybridsippe, die vermutlich die Genome aller drei mitteleuropäischen *Hippochaete*-Arten vereint (vgl. BENNERT et al. 2005), mit dem Namen *E. hyemale* var. *doellii* belegt haben. Daß *E. hyemale* var. *doellii* eine Hybride sein könnte, wurde bereits von KÜMMERLE (1931) vermutet, ohne daß er dies allerdings näher begründet.

2. Über die Entstehung triploider Sippen

Im Bezug auf ihre Chromosomenzahl galten die Schachtelhalme bis vor kurzem als eine einheitliche Gruppe. Alle Arten und Hybriden, die in der Vergangenheit cytologisch untersucht worden waren, zeigten eine Basiszahl von $x = 108$ und damit 216 Chromosomen in den Zellen des diploiden sporophytischen Gewebes (MANTON 1950, NINAN 1955, MEHRA & BIR 1959, BIR 1960, LÖVE & LÖVE 1961, PACKER & McPHERSON 1974, LÖVE et al. 1977, FREEMAN & BROOKS 1988, OBERMAYER et al. 2002).

Wie bereits erwähnt, ergaben biosystematische Untersuchungen Hinweise auf drei in der Natur vorkommende triploide Hybridsippen (BENNERT et al. 2005). Wie solche triploiden Hybriden entstanden sein könnten, ist eine auch evolutionsbiologisch interessante Frage. Wie in Abbildung 2 am Beispiel von *Equisetum xalsaticum* erläutert wird, sind mehrere Szenarien denkbar. Der „klassische“ Weg wäre die Hybridisierung zwischen einer diploiden und tetraploiden Sippe (Alternative a: autotetraploides „*E. hyemale*“ oder Alternative b: allotetraploides „*Equisetum trachyodon*“). Tetraploide Cytotypen sind bisher bei Schachtelhalmen unbekannt. Die Existenz der erwähnten tetraploiden Sippen kann allerdings nicht ausgeschlossen werden, da sie wegen der weitgehenden morphologischen Übereinstimmung mit den jeweiligen diploiden

Vorfahren in der Natur nicht zu erkennen wären. Für die Alternativen c und d werden keine tetraploiden Sporophyten benötigt, wohl aber unreduzierte Diplosporen. Diese sind bei *Equisetum*-Arten unbekannt (daher ist die Alternative c sehr unwahrscheinlich), kommen aber bei Hybriden aus der Untergattung *Hippochaete* (neben überwiegend abortiertem Sporenmaterial) regelmäßig vor (HROUDA & KRAHULEC 1982, PAGE & BARKER 1985, DUBOIS-TYLSKI & GIRERD 1986, KRAHULEC et al. 1996; siehe auch DUVAL-JOUVE 1864). Solche Diplosporen sind keimfähig und können sich zu diploiden Gametophyten weiterentwickeln (DUBOIS-TYLSKI & GIRERD 1986, KRAHULEC et al. 1996). Daher erscheint die Deutung der triploiden Hybridsippen als Rückkreuzungen zwischen einer diploiden Hybride und einer Elternart (siehe Abbildung 2 d) bzw. als Kreuzung mit einer nicht

verwandten dritten Art am wahrscheinlichsten. Theoretisch sind in Mitteleuropa sieben triploide Hybridkombinationen denkbar, und wir nehmen an, drei davon bisher in der Natur nachgewiesen zu haben (Abbildung 3).

3. Genetische und morphologische Ähnlichkeit der Hybriden

Von den in Abbildung 3 dargestellten Arten und Hybriden kommen alle aus der Natur bekannten *Hippochaete*-Sippen (drei Arten, drei diploide Hybriden sowie drei triploide Hybriden) im Oberreingebiet vor (BRAUN 1839, DÖLL 1843 & 1857, DUVAL-JOUVE 1864, MILDE 1865, KNEUCKER 1886, 1891, LÖSCH 1948, GEISSERT 1958, PHILIPPI 1960, 1961, ISSLER et al. 1965, PHILIPPI 1971, 1978, PHI-

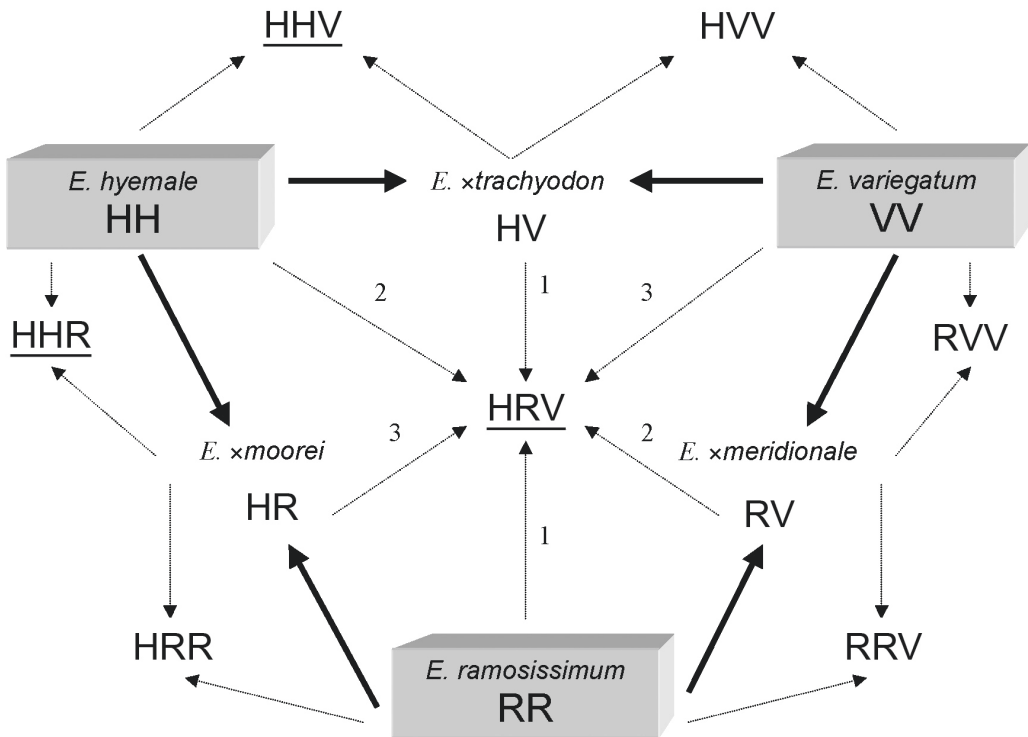


Abbildung 3. Hybridisierungsschema, in dem die Entstehung aller sieben triploiden Hybriden dargestellt ist, die in Mitteleuropa innerhalb der Untergattung *Hippochaete* theoretisch möglich sind; die diploiden Arten sind grau hervorgehoben; durchgehende Pfeile markieren die Abstammung der diploiden, gestrichelte Pfeile die der triploiden Hybriden; bei dem triploiden Genotyp HRV sind alle drei denkbaren Entstehungswege eingezeichnet; die Genotypen der vermutlich in der Natur vorkommenden triploiden Hybriden sind unterstrichen.

LIPPI & WIRTH 1970, GEISSERT et al. 1985, PRELLI 1988, GEISSERT 1992, GEISSERT & MERKEL 1993, PHILIPPI 1993, BENNERT 1999, PRELLI 2001, BRUNE 2004, BENNERT et al. 2005).

Während die drei Arten problemlos unterschieden werden können und (falls fertile Sprosse verfügbar sind) an Hand der normal ausgebildeten Sporen auch leicht von Hybriden abzugrenzen sind, ist eine sichere Bestimmung der Bastarde schwierig. Ursache hierfür ist die große genetische Verwandtschaft, wie man sie sich anschaulich mit Hilfe der Genomformeln vor Augen führen kann. In der folgenden Darstellung sind die drei „Verwandtschaftskreise“, wie sie sich aus je zwei Elternarten und deren Hybriden ergeben, zusammengestellt. Zu beachten ist dabei, daß die auf drei Elternarten zurückgehende triploide Hybride HRV in jeder Reihe aufgeführt ist und in der unteren Reihe die diploide Hybride RV zweimal angegeben wurde, da eine nur auf *E. ramosissimum* und *E. variegatum* zurückgehende triploide Hybride bislang noch unbekannt ist.

Verwandtschaftskreis

E. hyemale – *E. variegatum*

HH HHV HRV HV VV

Verwandtschaftskreis

E. hyemale – *E. ramosissimum*

HH HHR HRV HR RR

Verwandtschaftskreis

E. ramosissimum – *E. variegatum*

RR RV HRV RV VV

In jeder Reihe ergibt sich die benachbarte Sippe durch Austausch bzw. Hinzufügen oder Entfernen jeweils eines Genoms. Durch Rückkreuzung diploider Hybriden mit einem Elter entstehen zwei triploide Hybriden, die sich von der diploiden Primärhybride lediglich durch ein doppelt auftretendes Eltern genom (und nicht durch ein Genom einer anderen Art) unterscheiden. Es sind dies die Sippen HHV und HV (in der oberen Reihe) bzw. HHR und HR (in der mittleren Reihe). Zwar sind sich die beiden von gleichen Eltern abstammenden Hybridpaare durchaus ähnlich, die beiden triploiden Hybriden HHV und HHR nähern sich morphologisch allerdings stärker dem Elter *E. hyemale*, was als Folge eines Gendosiseffektes (also des jeweils doppelt vorhandenen H-Genoms) leicht verständlich ist. Diese triploiden Rückkreuzungen sind wiederum von der auf drei Arten zurückgehenden Hybride HRV nur durch

ein Genom verschieden. Durch standörtliche Variabilität nähern sich die einzelnen Sippen morphologisch noch weiter an, so daß der Eindruck entsteht, es seien lückenlose Formenreihen in der Natur vorhanden. Von besonderem evolutionsbiologischem Interesse ist die Tatsache, daß durch Hybridisierung und eine fast freie Kombinierbarkeit der Genome eine deutliche und (an evolutionären Zeiträumen gemessen) auch rasch verlaufende Erhöhung der genetischen Vielfalt resultiert. Die bisher bekannten sechs Hybriden (je drei diploide und triploide) gehen auf nur drei Ausgangsarten zurück. Sollten die in Abbildung 3 postulierten weiteren vier Hybriden tatsächlich in der Natur vorkommen, erhöht sich die Zahl der hybridogenen Sippen sogar auf 10!

4. Identifizierung von *Equisetum xalsaticum*

E. xalsaticum nimmt makro- und mikromorphologisch eine Zwischenstellung zwischen seinen Elternsippen ein (Tabelle 1). In Wuchsform und Größe steht es aber *E. hyemale* näher (s.o.), und sein Erscheinungsbild erinnert oft so stark an den Winterschachtelhalm, daß es mit diesem im Gelände leicht verwechselt werden kann. Das beste makromorphologische Unterscheidungsmerkmal sind die Zähne der Blattscheiden. Diese sind bei *E. xalsaticum* zumindest an den oberen Knoten immer vorhanden und weißhäutig (Abbildung 1 und Tafel 1), bei *E. hyemale* fast immer fehlend, und wenn vorhanden, dann ohne weißen Hautrand. An den Blattscheiden im unteren Sproßbereich lassen sich *E. xalsaticum* und *E. hyemale* meist nicht unterscheiden, während *E. xtrachyodon* auch hier deutlich bezähnt ist (Abbildung 1). Wenn (v. a. bei überwinternden Sprossen) die Zähne vollständig abgefallen sind, bleibt bei *E. hyemale* und *E. xalsaticum* ein ziemlich deutlich ausgeprägter Wulst am oberen Rand der Blattscheide stehen. Dieser ist bei *E. xtrachyodon* nicht oder nur sehr schwach ausgeprägt (Abbildung 1). Von *E. xtrachyodon* ist *E. xalsaticum* durch den größeren Wuchs und die zahnlosen unteren Blattscheiden zu unterscheiden.

Bereits mit einer Handlupe lassen sich bei *E. xtrachyodon* und *E. xalsaticum* (nicht aber bei *E. hyemale* und den anderen *Hippochaete*-Sippen) auf der Oberfläche der Zähne Kieselhöcker erkennen, welche die Zähne rauh erscheinen lassen.

Sofern fertile Sprosse vorhanden sind, kann die Sporenbeschaffenheit geprüft werden, um *E. xal-*

Tabelle 1. Merkmalsvergleich zwischen *Equisetum xalsaticum* und seinen Elternsippen *Equisetum hyemale* und *Equisetum xtrachyodon*.

Merkmal	<i>E. hyemale</i>	<i>E. xalsaticum</i>	<i>E. xtrachyodon</i>
Genomformel	HH	HHV	HV
Größe	Pflanzen mittelgroß, gelegentlich über 1,00 m	Pflanzen mittelgroß, gelegentlich über 1,00 m	Pflanzen klein bis mittelgroß, bis ca. 0,50 m
Farbe	dunkel-blaugrün, junge Sprosse bisweilen rötlich überlaufen	dunkel-blaugrün, junge Sprosse bisweilen rötlich überlaufen	dunkel-blaugrün, junge Sprosse lebendig grün und nie rötlich
Phänologie	Pflanzen vollständig wintergrün	Pflanzen vollständig wintergrün	Pflanzen vollständig wintergrün
Verzweigung / Seitenäste	Sprosse nur bei verletzter Spitze gelegentlich Seitenäste bildend	Sprosse nur bei verletzter Spitze gelegentlich Seitenäste bildend	Sprosse nur bei verletzter Spitze gelegentlich Seitenäste bildend
Seitenastscheiden	Zähne bereits im Neuaustrieb abfallend	Zähne vorhanden	Zähne vorhanden
Blattscheiden (Form)	genau so lang wie breit oder länger als breit	+/- so lang wie breit	länger als breit
Blattscheiden (Färbung und Eigenschaften)	schwarzer Knorpelwulst deutlich hervortretend	schwarzer Knorpelwulst deutlich hervortretend	schwarzer Knorpelwulst schwach ausgeprägt
	schwarze Querbinde $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Scheide einnehmend <u>oder</u> die ganze Scheide bisweilen schwarz	schwarze Querbinde entlang des Sprosses unregelmäßig und bisweilen schräg, $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der Scheide einnehmend	Scheide oft durchgehend schwarz
Zähne der Blattscheiden	an den oberen Blattscheiden im Neuaustrieb bereits abfallend	im Neuaustrieb immer vorhanden und an den obersten Knoten meist bleibend, im 2. Jahr oft nicht mehr vorhanden, z. T. zusammenhängend und unregelmäßig abfallend	am ganzen Sproß bleibend, an den untersten Knoten bisweilen nicht mehr vorhanden
	lang, dunkelbraun, ohne weißen Hautrand	lang, dunkelbraun, meist mit schmalen weißem Hautrand, im unteren Sproßbereich kürzer	lang, dunkelbraun-schwarz, mit weißem Hautrand, im unteren Sproßbereich oft einfarbig weiß und kürzer
	mit glatter Oberfläche	mit rauher Oberfläche (Kieselzähnen)	mit rauher Oberfläche (Kieselzähnen)
Mikromorphologie der Sprosse (Rippen)	ohne Querspangen	ohne Querspangen	ohne Querspangen
Sporen	normal ausgebildet	abortiert	abortiert
Cytologie	$2n = 216$ [108 ^{II}]	$3n = 324$ [ca. 108 ^I , 108 ^{II}]	$2n = 216$ [216 ^I oder höchstens einzelne Bivalente]

saticum von *E. hyemale* (oder allgemein Hybriden von Arten) zu trennen. Mit einem Geländemikroskop ist diese Untersuchung direkt vor Ort möglich, aber auch mit einer guten Lupe lassen sich bereits deutliche Unterschiede erkennen. Beim Ausklopfen eines reifen Strobilus erhält man bei einer Hybride abortierte Sporen, die als weißliches bis gräuliches, krümeliges Material von unterschiedlicher Größe erscheinen, während die normal entwickelten chlorophyllhaltigen Sporen der Arten mit ihren im trockenen Zustand entrollten Hapteren grünliche, watteartige Aggregate bilden.

In kritischen Fällen bleibt nur noch die Beobachtung der Pflanzen über einen längeren Zeitraum hinweg, entweder direkt am Wuchsort unter natürlichen Bedingungen oder aber in Kultur. Allerdings unterscheiden sich kultivierte Pflanzen oft (vor allem in der Größe) nicht unerheblich von solchen, die im Gelände wachsen; in Kultur lassen sich aber leicht die verschiedenen phänologischen Zustände beobachten und auch Sporenmateriale gewinnen, was bei der Identifizierung hilfreich sein kann.

5. Verbreitung und Vergesellschaftung von *Equisetum xalsaticum*

Equisetum xalsaticum existiert noch heute an der Typuslokalität im Wald zwischen Drusenheim und Dalhunden (Dépt. Bas-Rhin, Frankreich) (s. o.), wo es bereits am 6. Oktober 1957 von FUCHS-ECKERT und GEISSERT gesammelt wurde (FUCHS-ECKERT 1980, PARENT 1997). Es ist hier vergesellschaftet mit seinen mutmaßlichen Eltern, *E. hyemale* und *E. xtrachyodon*, aber nicht mit *E. xmoorei*, wie PARENT (1997) angibt. Außer diesem Vorkommen konnten in den letzten Jahren 17 weitere entlang des Oberrheins entdeckt werden (Abbildung 4, Tabelle 2); die Belege hierzu sind im Herbar des Erstautors deponiert. Drei historische Vorkommen im Karlsruher Hafengebiet aus dem Zeitraum 1895 bis 1935 kommen hinzu (Tabelle 2). Damit ist diese triploide Sippe am Oberrhein inzwischen wahrscheinlich häufiger als das diploide *E. xtrachyodon*. Von 12 der 18 rezenten Vorkommen liegt eine experimentelle Bestätigung des Ploidiegrades (Chromosomenzählung und/oder Flow-Cytometrie) vor (BENNERT et al. 2005); diese sind in der Verbreitungskarte (Abbildung 4) durch Quadrate gekennzeichnet. Einige früher publizierte floristische und pflanzensoziologische Arbeiten enthalten Angaben über Vorkommen von *E. xtrachyodon* im Ober-

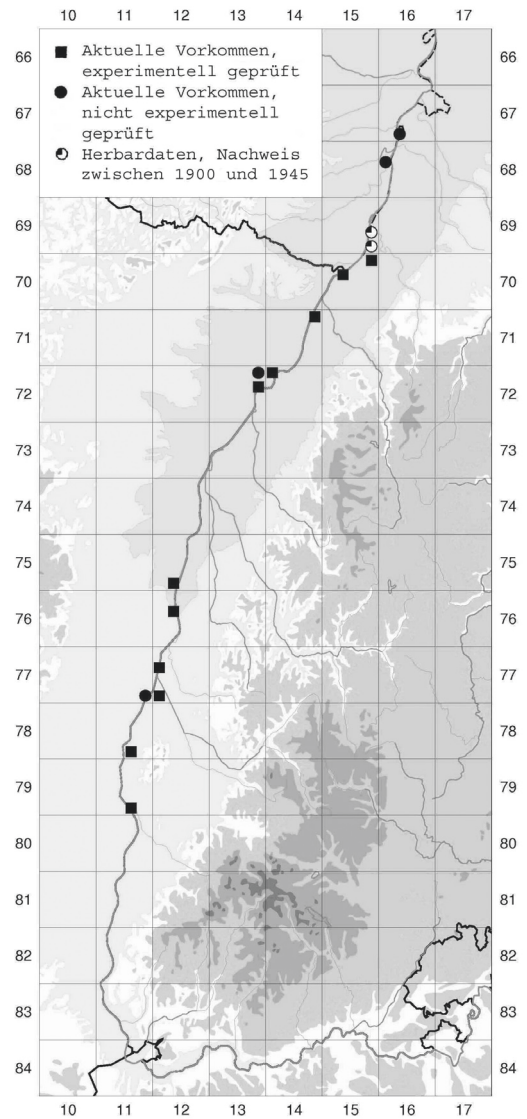


Abbildung 4. Verbreitung von *Equisetum xalsaticum* im Oberrheingebiet. Vier der Rasterfeldangaben beziehen sich auf jeweils zwei Vorkommen (s. Tabelle 2).

rheingebiet, die sich wahrscheinlich nicht auf diese diploide Hybride, sondern auf triploide Hybridsippen beziehen, u. a. auch auf *E. xalsaticum* (PHILIPPI 1961, 1971, 1978, 1993, HAEUPLER & SCHÖNFELDER 1989, GEISSERT 1992, LANG & WOLFF 1993, PARENT 1997, BRUNE 2004).

Tabelle 2. Zusammenstellung der bisher bekannten aktuellen und historischen Fundorte von *Equisetum xalsaticum* im Oberrheingebiet; Es bedeuten D: Deutschland, F: Frankreich, KR: Herbar Staatliches Museum für Naturkunde Karlsruhe, ML: Privatherbar MARCUS LUBIENSKI.

Bundesland/ Département	Fundort	MTB-16tel- Quadrant	Datum	Sammler	Herbar-Nr.
D, Rheinland-Pfalz	Kr. Gernersheim, Schrankenwasser, südwestl. Ende, Rußheimer Altrhein / Elisabethenwört	6716 / 343	31.08.2004	M. LUBIENSKI	ML 797
D, Rheinland-Pfalz	Kr. Gernersheim, Rheinwald östl. Hördt	6816 / 132	18.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 646
D, Rheinland-Pfalz	Kr. Gernersheim, Herngrund, Rheinwald östl. Hördt	6816 / 132	18.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 649
D, Rheinland-Pfalz	Kr. Gernersheim, Rheingebüsch bei Maximiliansau	6915 / 42	26.08.1895	A. KNEUCKER	KR 24542
D, Baden-Württemberg	Kr. Karlsruhe (Stadt), Rheinwälder zwischen Rheinhafen und Maxau	6915 / 42	26.19.1935	A. KNEUCKER	KR 24547
D, Baden-Württemberg	Kr. Karlsruhe (Stadt), Karlsruher Rheinhafengebiet, Industriegleise und Gartenzaun links Firma Berg & Strauß	6915 / 44	06.02.1935	A. KNEUCKER	KR 24546
D, Baden-Württemberg	Kr. Rastatt, Veldesgrund, Gewässerrand, nordwestl. Au am Rhein	7015 / 143	22.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 672
D, Baden-Württemberg	Kr. Karlsruhe (Stadt), Bruchgrund, Kastenwört, zw. Neuburgweier und Daxlanden	7015 / 221	23.08.2002 22.02.2003	M. LUBIENSKI	ML 679 ML 810
D, Baden-Württemberg	Krs. Karlsruhe (Stadt), Buchengrund, Kastenwört, zw. Neuburgweier und Daxlanden, Altrhein am Rheinstrandbad, auf beiden Seiten	7015 / 221	23.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 680
D, Baden-Württemberg	Krs. Rastatt, Hüttenköpfe, Gewässerrand westl. Plittersdorf, südl. der Straße	7114 / 223	09.02.2002	M. LUBIENSKI	ML 585
D, Baden-Württemberg	Ortenaukreis, Sandrückenkopf, Rheinwald südwestl. Ottenheim	7612 / 142	21.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 670
D, Baden-Württemberg	Kr. Emmendingen, Rheinwald westlich Weisweil	7711 / 444	20.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 659
D, Baden-Württemberg	Kr. Emmendingen, Rheinwald westlich Weisweil	7712 / 333	20.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 660
D, Baden-Württemberg	Kr. Emmendingen, Streitkopf, Taubergießen, Rheinwald westl. Rust	7712 / 132	20.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 661
D, Baden-Württemberg	Kr. Emmendingen, Plon, Gewässerrand (Blauwasser) unterhalb Sponeck, südwestl. Jechtingen	7811 / 431	15.05.1994 25.11.1996 02.04.1997	M. LUBIENSKI	ML 48 ML 49 a & b ML 50

Bundesland/ Département	Fundort	MTB-16tel- Quadrant	Datum	Sammler	Herbar-Nr.
D, Baden- Württemberg	Kr. Breisgau-Hochschwarzwald, Rappennestgießen, Rheinwald, südwestl. Burkheim	7811 / 433	20.10.2001	M. LUBIENSKI, H. & K. RASBACH, H. W. BENNERT	ML 890
D, Baden- Württemberg	Kr. Breisgau-Hochschwarzwald, Geißenkopf, Gewässerrand westl. Hochstetten, südöstl. Breisach	7911 / 431	19.08.2002	M. LUBIENSKI	ML 653
F, Bas-Rhin	Mittelkopfgrund, Wald am südl. Ufer der Moder, nördl. Dalhunden, westl. der Straße D 737	(7213 / 224)	23.02.2004	M. LUBIENSKI	ML 763
F, Bas-Rhin	Kaelberkopf, Wald zw. Drusen- heim und Dalhunden, westl. der Straße D 737	(7213 / 242)	08.04.1999 19.10.2001	M. LUBIENSKI	ML 51 b ML 571
F, Bas-Rhin	Gewässerrand, östl. Oberwört (Ferme de Sury), östl. Dalhunden	(7214 / 114)	08.04.1999 10.11.2001	M. LUBIENSKI	ML 52 ML 579
F, Bas-Rhin	Bois de Sommerley, Wald zw. Damm und Rhein, östl. Krafft, östl. Erstein	(7512 / 342)	26.02.2001	M. LUBIENSKI	ML 492

Da die regionalen Herbarien nur teilweise ausgewertet wurden, sind weitere historische Vorkommen von *E. xalsaticum* zu erwarten; zu überprüfen sind vor allem die Aufsammlungen von *E. hyemale*. Auch die rezenten Vorkommen sind sicherlich noch nicht vollständig erfaßt.

E. xalsaticum ist bisher nur aus dem Oberrheingebiet bekannt; sein Areal umfaßt die Bundesländer Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz sowie in Frankreich das Département Bas-Rhin. Da die Eltern, *E. hyemale* und *E. xtrachyodon*, in Europa weit verbreitet sind (so z.B. in Skandinavien, auf den Britischen Inseln und in den größeren Gebirgsketten [Alpen, Pyrenäen, Karpaten]), ist *E. xalsaticum* durchaus auch außerhalb Mitteleuropas zu erwarten.

E. xalsaticum hat ähnliche Standortansprüche wie *E. hyemale* und ist in den rheinbegleitenden Auwäldern des Alno-Ulmion-Verbandes oft mit dieser Elternart vergesellschaftet. Beide Sippen sind in der Lage, sich in diesen inzwischen stark überformten Lebensräumen zu behaupten. Im Gegensatz hierzu bevorzugt das kleinwüchsiger und konkurrenzschwächere *E. xtrachyodon* offener Standorte und ist aktuell zumeist nur noch an Sekundärstandorten, wie z. B. auf Rheinuferbefestigungen zu finden. An solchen Standorten konnte *E. xalsaticum* bisher nicht nachgewiesen werden.

6. Zur Ausbreitungsbiologie von *Equisetum xalsaticum*

Die beschriebenen Hybridisierungsvorgänge sind vermutlich seltene Ereignisse, die spezielle ökologische Bedingungen erfordern. Schachtelhalm-Gametophyten benötigen zu ihrer Entwicklung offene und periodisch überflutete Standorte in Form nackter, schlammiger Böden, auf denen die Konkurrenz durch Moose und Blütenpflanzen nur schwach ausgeprägt ist (KASHYAP 1917, HAUKE 1967, PAGE 1967, MOHAN RAM & CHATTERJEE 1970, MESLER & LU 1977, DUCKETT & DUCKETT 1980, DUCKETT 1985). Solche Bedingungen sind im heutigen Rheintal wohl eher selten gegeben. Das Stromtal war im Zuge der großen Flußkorrekturen unter TULLA und HONSELL zwischen 1817 und 1876 und dem Bau des Grand Canal d'Alsace zwischen 1928 und 1955 einem dramatischen Wandel unterworfen (HÜGIN 1963, 1980, 1981, HENRICHFREISE 1980, HÜGIN & HENRICHFREISE 1992, COCH 2000). Die Lebensgemeinschaften der periodisch überfluteten und wieder austrocknenden Standorte wurden größtenteils zerstört, und auf deutscher Seite sind in einigen Gebieten fast 90 % der natürlichen Auwaldgesellschaften (im Vergleich zur Situation von 1825) vernichtet (HÜGIN 1981). Das urtümliche Stromsystem, charakteri-

siert durch periodische Überflutungen, ständigen Wechsel des Flußbettes, zahlreiche Flußinseln und ausgedehnte Auwäldern, ist verschwunden. Für das Gametophytenwachstum günstige Bedingungen ergeben sich daher heute vermutlich nur selten.

Alle Schachtelhalme, insbesondere die Vertreter aus der Untergattung *Hippochaete*, können sich leicht über Bruchstücke (von Rhizomen oder auch von oberirdischen Sprossen) vegetativ vermehren und ausbreiten (DUVAL-JOUVE 1864, MILDE 1865, SCHAFFNER 1931, PRAEGER 1934, HAUKE 1958, 1963). Damit werden häufig die isolierten Vorkommen von Hybriden in Gebieten erklärt, in denen rezente eine oder beide Elternarten fehlen (HAUKE 1979, PAGE & BARKER 1985, PAGE 1997)². Auch die linienartige, nahezu kontinuierliche Verbreitung von *E. xalsaticum* entlang des Rheins wäre mit einem Wassertransport von Sproßbruchstücken leicht zu erklären. Ob eine bestimmte Hybridkombination mehrfach und an verschiedenen Orten, also polytop, entstanden ist, kann heute nicht zweifelsfrei entschieden werden. Bei den beiden triploiden Rückkreuzungen wäre dies keineswegs unwahrscheinlich, weil von vielen Farnen bekannt ist, daß Hybriden zwischen Sippen, die ein oder mehrere gemeinsame Genome aufweisen, sich viel leichter bilden als solche zwischen Eltern, die keinerlei genomische Verwandtschaft haben. Ebenso ist aber denkbar, daß die Bildung der Hybriden und die Rückkreuzungsereignisse (obwohl aufgrund des Sippeninventars prinzipiell heutzutage möglich) lange zurück liegen und die rezenten Vorkommen im Zuge einer langen Geschichte vegetativer Ausbreitung entlang der Flußsysteme und in Verbindung mit jahrhundertelanger Beeinflussung durch menschliche Aktivitäten entstanden sind.

7. Zur Nomenklatur von *Equisetum xalsaticum*

Wie bereits erwähnt, betont FUCHS-ECKERT (1980) ausdrücklich, daß die von ihm als *Hippochaete alsatica* beschriebene Sippe morphologisch zwischen *E. hyemale* und *E. xtrachyodon* vermittelt. Offenbar hat er die Beschaffenheit der Sporen nicht überprüft (jedenfalls enthält seine

Publikation keinerlei diesbezügliche Angaben), und er billigt der Pflanze Artrang zu. Für die nomenklatorische Bewertung des Namens ist die Verwendung des Hybridzeichens „x“ unerheblich; der vorgeschlagene Name ist daher gültig. Da in den deutschen Florenwerken zumeist nur eine Equisetaceen-Gattung verwendet wird, hat PHILIPPI (1990, 1993) den Namen nach *Equisetum* umkombiniert. Er nennt zwar das Basionym, es fehlt aber der Hinweis auf den Autor und die zugrunde liegende Publikation (s. GREUTER et al. 2000; Artikel 33.3). Damit ist diese Neukombination ungültig (s. auch BUTTLER & HARMS 1998, S. 224). Der Name wurde für die vorliegende Publikation von PHILIPPI beigesteuert und wird (unter Verweis auf Artikel 46.2, zweiter Satz; GREUTER et al. 2000) wie folgt validiert:

Equisetum xalsaticum (H.P. FUCHS & GEISSERT) G. PHILIPPI, comb. nov.

Basionym: *Hippochaete alsatica* H.P. FUCHS & GEISSERT; *Bauhinia* 7: 10. 1980.

Typus: Elsass, Dpt. Bas-Rhin, auf der linken Seite des Rheines, Rheinebene unterhalb Strassburg, auf der linken Seite der Fahrstrasse von Drusenheim nach Dalhunden (Rte. D. 737), am Rande der dortigen Kiefernwaldung entlang eines Wassergrabens parallel der Moder bei 120 m s.m., ca.

Legerunt H. P. & L. FUCHS-ECKERT & FR. GEISSERT, 6. Oktober 1957, in Hb. FUCHS, no. 20514.

Danksagung

Wir danken folgenden Personen für ihre Hilfe und Unterstützung: Frau H. und Dr. K. RASBACH (Glottertal) für die Überlassung des Habitus-Fotos von *Equisetum xalsaticum* und eine Fundortsangabe; Herrn Prof. Dr. W. GREUTER (Berlin) für wichtige nomenklatorische Hinweise; Herrn Prof. Dr. G. PHILIPPI (Karlsruhe) für hilfreiche Diskussionen, Literaturangaben und sein Einverständnis, den Namen *Equisetum xalsaticum* hier zu validieren; Herrn W. JÄGER (Wülfrath) für die Beschreibung der Typuslokalität und eine Fundortangabe; Herrn Dr. A. HÖLZER (Karlsruhe) für die Möglichkeit, Herbarbelege einzusehen; Herrn Dr. C. HEITZ (Basel) für den Hinweis auf den Aufbewahrungsort des Typusbeleges von *Hippochaete alsatica*; Herrn M. JUTZI (Bern) für die Zusage von Abbildungen des Typusbeleges von *Hippochaete alsatica*; Herrn F. GEISSERT (Sessenheim, F), posthum für die Überlassung eines Originalmanuskriptes und eine gemeinsame Exkursion; Herrn S. SPEISSER, (Geispolsheim, F) für die Vermittlung des Kontaktes zu Herrn GEISSERT; Herrn Dr. A. JAGEL (Bochum) für die Hilfen bei der Erstellung der Verbreitungskarte sowie Herrn K. HORN (Dormitz) für Literaturangaben.

² Eine alternative Erklärung ist die Annahme, daß eine oder beide Eltern in dem Gebiet ausgestorben sind, die Hybride aber überlebt hat (KÜMMERLE 1931).

6. Literatur

- BENNERT, H. W. (1999): Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands. – 381 S.; Münster (Landwirtschaftsverlag).
- BENNERT, H. W., LUBIENSKI, M., KÖRNER, S. & STEINBERG, M. (2005): Triploidy in *Equisetum* subgenus *Hippochaete* (Equisetaceae, Pteridophyta). – *Ann. Bot.*, **95**: 807-815.
- BIR, S. S. (1960): Chromosome numbers of some *Equisetum* species from the Netherlands. – *Acta Bot. Neerl.*, **9**: 224-234.
- BRAUN, A. (1839): Ueber ein neues *Equisetum* (*E. trachyodon*). *Equiseta europaea*. – *Flora*, **22**: 305-308.
- BRUNE, T. (2004): *Equisetum* subgenus *Hippochaete*-Hybriden in Baden-Württemberg – Verbreitung und Häufigkeit. – *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, **160**: 123-159.
- BUTTLER, K. P. & HARMS, K. H. (1998): Florenliste von Baden-Württemberg. Liste der Farn- und Samenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta). – 486 S., Karlsruhe (Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg).
- CHIOVENDA, E. (1929): Flora delle Alpi lepontine occidentali, ossia catalogo ragionato delle piante crescenti nelle vallate sulla destra del lago Maggiore: Saggio di Flora locale. II. Pteridophyta (Lavori eseguiti presso il R. Istituto botanico di Catania)., 69 S.; Catania (Tip. E. Giandolfo e C.).
- COCH, T. (2000): Einführung in den Naturraum – Zur Frage primärer Trockenstandorte in der Wildstromaue des südlichen Oberrheingebietes. – In: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (LfU) (Hrsg.): Vom Wildstrom zur Trockenaue. Natur und Geschichte der Flusslandschaft am südlichen Oberrhein: 15-34; Ubstadt-Weiher (Verl. Regionalkultur).
- DÖLL, J. C. (1843): Rheinische Flora. Beschreibung der wildwachsenden und cultivirten Pflanzen des Rheingebietes vom Bodensee bis zur Mosel und Lahn, mit besonderer Berücksichtigung des Grossherzogthums Baden. – 832 S.; Frankfurt a. M. (L. Brönnner).
- DÖLL, J. C. (1857): Flora des Grossherzogthums Baden. 1. Band. – 482 S.; Karlsruhe (G. Braun).
- DUBOIS-TYLSKI, T. & GIRERD, B. (1986): Étude comparative de quelques *Equisetum* du sous-genre *Hippochaete*. – *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **133**: 125-135.
- DUCKETT, J. G. (1985): Wild gametophytes of *Equisetum sylvaticum*. – *Amer. Fern J.*, **75**: 120-127.
- DUCKETT, J. G. & DUCKETT, A. R. (1980): Reproductive biology and population dynamics of wild gametophytes of *Equisetum*. – *Bot. J. Linn. Soc.*, **80**: 1-40.
- DUVAL-JOUVE, J. (1864): Histoire naturelle des *Equisetum* de France. – 296 S.; Paris (Baillièrre et Fils).
- FREEMAN, C. C. & BROOKS, R. E. (1988): Documented plant chromosome numbers 1988: 1. Chromosome counts for North American plants – I. – *Sida*, **13**: 241-250.
- FUCHS-ECKERT, H. P. (1980): *Hippochaete alsatica* H. P. Fuchs & Fr. Geissert, species nova. – *Bauhinia*, **7**: 7-12.
- GEISSERT, F. (1958): Une nouvelle forme de l'*Equisetum trachyodon* A. BRAUN. – *Bull. Soc. Bot. France*, **105**: 47-50.
- GEISSERT, F. (1992): Aspects historiques et floristiques de deux forêts rhénanes: Dalhunden et Sessenheim. – *Bull. Soc. Industr. Mulhouse* 1/1992, **824**: 231-244.
- GEISSERT, F. & MERKEL, J.-J. (1993): Observations floristiques et faunistiques dans le nord du Bas-Rhin. – *Bull. Assoc. Philom. Als. Lorr.*, **29**: 39-50.
- GEISSERT, F., SIMON, L. & WOLFF, P. (1985): Investigations floristiques et faunistiques dans le nord de l'Alsace et quelques secteurs limitrophes. – *Bull. Assoc. Philom. Als. Lorr.*, **21**: 111-127.
- GREUTER, W.; McNEILL, J.; BARRIE, F. R.; BURDET, H. M.; DEMOULIN, V.; FILGUEIRAS, T. S.; NICOLSON, D. H.; SILVA, P. C.; SKOG, J. E.; TREHANE, P.; TURLAND, N. J. & HAWKSWORTH, D. L. (eds.) (2000): International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code). – *Regnum Vegetabile*, **138**: 1-474.
- HAEUPLER, H. & SCHÖNFELDER, P. (1989): Atlas der Farn- und Blütenpflanzen der Bundesrepublik Deutschland. – 2. Auflage, 768 S.; Stuttgart (Ulmer).
- HAUKE, R. L. (1958): Is *Equisetum laevigatum* a hybrid? – *Amer. Fern J.*, **48**: 68-72.
- HAUKE, R. L. (1963): A taxonomic monograph of the genus *Equisetum* subgenus *Hippochaete*. – *Beih. Nova Hedwigia* **8**. – 123 S.; Weinheim (J. Cramer).
- HAUKE, R. L. (1967): Sexuality in a wild population of *Equisetum arvense* gametophytes. – *Amer. Fern J.*, **57**: 59-66.
- HAUKE, R. L. (1978): A taxonomic monograph of *Equisetum* subgenus *Equisetum*. – *Nova Hedwigia*, **30**: 385-455.
- HAUKE, R. L. (1979): *Equisetum ramosissimum* in North America. – *Amer. Fern J.*, **69**: 1-5.
- HENRICHFREISE, A. (1980): Zum Naturschutzwert der Wälder in der badischen Rheinaue. – *Colloques phytosociologiques*, **IX**: 633-640.
- HROUDA, L. & KRAHULEC, F. (1982): Taxonomická a ekologická analýza společného výskytu druhu rodu *Hippochaete* (Equisetaceae) a jejich křížencu. Taxonomic and ecological analysis of the occurrence of *Hippochaete* species and hybrids (Equisetaceae). – *Preslia*, **54**: 19-43.
- HÜGIN, G. (1963): Wesen und Wandlung der Landschaft am Oberrhein. – *Beitr. z. Landespflege*, **1**: 185-250.
- HÜGIN, G. (1980): Die Auenwälder des südlichen Oberrheintales und ihre Veränderung durch den Rheinausbau. – *Colloques phytosociologiques*, **IX**: 677-706.
- HÜGIN, G. (1981): Die Auenwälder des südlichen Oberrheintals – Ihre Veränderung und Gefährdung durch den Rheinausbau. – *Landschaft + Stadt*, **13**: 78-91.
- HÜGIN, G. & HENRICHFREISE, A. (1992): Naturschutzbewertung der badischen Oberrheinaue. Vegetation und Wasserhaushalt des rheinnahen Waldes. – *Schr. Reihe Vegetationskde.*, **24**. 48 S.; Bonn-Bad Godesberg (Landwirtschaftsverlag).
- ISSLER, E., LOYSON, E. & WALTER, E. (1965): Flore d'Alsace. – 639 S.; Strasbourg (Société d'Étude de la Flore d'Alsace).
- KASHYAP, S. R. (1917): Notes on *Equisetum debile*, Roxb. – *Ann. Bot.*, **31**: 439-445.

- KNEUCKER, A. (1886): Führer durch die Flora von Karlsruhe und Umgegend. – 167 S.; Karlsruhe (J. J. Reiff).
- KNEUCKER, A. (1891): Beiträge zur Karlsruher Flora. – Mitt. Bad. Bot. Ver., **86**: 296-299.
- KRAHULEC, F., HROUDA, L. & KOVÁŘOVÁ, M. (1996): Production of gametophytes by *Hippochaete* (Equisetaceae) hybrids. – Preslia, **67**: 213-218.
- KÜMMERLE, J. B. (1931): Equiseten-Bastarde als verkannte Artformen. – Mag. Bot. Lap., **30**: 146-160.
- LANG, W. & WOLFF, P. (Hrsg.) (1993): Flora der Pfalz. Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen für die Pfalz und ihre Randgebiete. – 444 S.; Speyer (Pfälz. Ges. z. Förd. d. Wiss. i. Speyer).
- LÖSCH, A. (1948): Badische Equiseten. – Mitteilungen für Naturkunde und Naturschutz, **5**: 15-28.
- LÖVE, Á. & LÖVE, D. (1961): Some chromosome numbers of icelandic ferns and fern-allies. – Amer. Fern J., **51**: 127-128.
- LÖVE, Á., LÖVE, D. & PICHl SERMOLLI, R. E. G. (1977): Cytotaxonomical Atlas of the Pteridophyta. – 398 S.; Vaduz (J. Cramer).
- LUBIENSKI, M., BENNERT, H. W. & JESSEN, S. (2004): *Equisetum xfont-queri* ROTHM. (= *E. palustre* L. x *E. telmateia* EHRH., Equisetaceae, Pteridophyta) seit mehr als 150 Jahren auf Rügen. – Tuexenia, **24**: 329-337.
- LUERSSSEN, C. (1889): Die Farnpflanzen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. 3. Band. – In: GRUNOW, A., FISCHER, A., HAUCK, F., LIMPRICHT, G., LUERSSSEN, C., MIGULA, W., REHM, H., RICHTER, P. & WINTER, G. (Hrsg.) (1889): Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz. – 2. Aufl. 906 S.; Leipzig (E. Kummer).
- MANTON, I. (1950): Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. – 316 S.; Cambridge (University Press).
- MEHRA, P. N. & BIR, S. S. (1959): A note on chromosome numbers in some Indian species of *Equisetum*. – Amer. Fern J., **49**: 86-92.
- MESLER, M. R. & LU, K. L. (1977): Large gametophytes of *Equisetum hyemale* in northern California. – Amer. Fern J., **67**: 97-98.
- MILDE, J. (1858): Über *Equisetum litorale*, Kühlewein. – Bonplandia, **6**: 26-31.
- MILDE, J. (1862): Wissenschaftliche Ergebnisse meines Aufenthaltes bei Meran. – Bot. Zeitung, **20**: 429-438, 441-454, 457-460.
- MILDE, J. (1863): *Equisetaceae*. Conspectus Equisetorum omnium secundum affinitatem naturalem dispositum. – Annales Musei Botanici Lugduno-Batavi, **1**: 59-71.
- MILDE, J. (1865): Monographia Equisetorum. – Verhandl. d. Kaiserl. Leopoldino-Carolinischen deutsch. Akad. d. Naturforscher, **32**(1): 1-605.
- MOHAN RAM, H. Y. & CHATTERJEE, J. (1970): Gametophytes of *Equisetum ramosissimum* subsp. *ramosissimum*. II. Sexuality and its modification. – Phytomorph., **20**: 151-172.
- NINAN, C. A. (1955): Cytology of *Equisetum debile* ROXB. – J. Indian Bot. Soc., **34**: 112-114.
- OBERMAYER, R., LEITCH, I. J., HANSON, L. & BENNETT, M. D. (2002): Nuclear DNA C-values in 30 species double the familial representation in Pteridophytes. – Ann. Bot., **90**: 209-217.
- PACKER, J. G. & MCPHERSON, G. D. (1974): Chromosome numbers in some vascular plants from Alaska. – Can. J. Bot., **52**: 1095-1099.
- PAGE, C. N. (1967): Sporelings of *Equisetum arvense* in the wild. – Br. Fern Gaz., **9**: 335-338.
- PAGE, C. N. (1997): The ferns of Britain and Ireland. – 2nd ed., 540 S.; Cambridge (University Press).
- PAGE, C. N. & BARKER, M. (1985): Ecology and geography of hybridization in British and Irish horsetails. – Proc. Roy. Soc. Edinb., **86b**: 265-272.
- PARENT, G. H. (1997): Atlas des Ptéridophytes des régions lorraines et vosgiennes, avec les territoires adjacent. – Trav. sci. Mus. nat. hist. nat. Lux., **25**: 1-304.
- PHILIPPI, G. (1960): Zur Gliederung der Pfeifengraswiesen im südlichen und mittleren Oberrheingebiet. – Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschland, **19**: 138-187.
- PHILIPPI, G. (1961): Botanische Neufunde aus dem badischen Oberrheingebiet (und angrenzenden Gebieten). – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N. F., **8**: 173-186.
- PHILIPPI, G. (1971): Beiträge zur Flora der nordbadischen Rheinebene und der angrenzenden Gebiete. – Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschland, **30**: 9-47.
- PHILIPPI, G. (1978): Die Vegetation des Altrheingebietes bei Rußheim. – In: Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (LfU) (Hrsg.): Der Rußheimer Altrhein, eine nordbadische Auenlandschaft: 103-267; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1990): Equisetaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (1990): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1. Allgemeiner Teil – Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta). – 1. Auflage.: 78-98; Stuttgart (Ulmer).
- PHILIPPI, G. (1993): Equisetaceae. – In: SEBALD, O., SEYBOLD, S. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) (1993): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Band 1. Allgemeiner Teil – Spezieller Teil (Pteridophyta, Spermatophyta) – *Lycopodiaceae* bis *Plumbaginaceae*. – 2. Auflage: 78-98; Stuttgart (Ulmer).
- PHILIPPI, G. & WIRTH, V. (1970): Botanische Neufunde aus Südbaden. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz N. F., **10**: 331-348.
- PRAEGER, R. L. (1934): Propagation of aerial shoots in *Equisetum*. – J. Bot., **72**: 175-176.
- PRELLI, R. (1988): *Equisetum x meridionale* (Milde) Chiov. (*E. ramosissimum* Desf. x *E. variegatum* Schleich.), hybride nouveau pour la France. – Le Monde des Plantes, **431**: 26-28.
- PRELLI, R. (2001): Les Fougères et plantes alliées de France et d'Europe occidentale. – 431 S.; Paris (Belin).
- SCHAFFNER, J. H. (1931): Propagation of *Equisetum* from sterile aerial shoots. – Bull. Torrey Bot. Club, **58**: 531-535.



Tafel 1: *Equisetum xalsaticum*, Rheinauenwald bei Burkheim am Kaiserstuhl (NSG Rappennestgießen). Populationsgröße etwa 30 × 30 Meter. Pflanzen aus diesem Bestand wurden cytologisch (RASBACH 1060) und mit Hilfe des Flow-Cytometers (ML 75) untersucht (s. BENNERT et al. 2005). – Foto: H. und Dr. K. RASBACH.