

Neufunde von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in Unter- und Oberfranken

von

Karsten Horn und Otto Elsner

Zusammenfassung

Der rein atlantisch verbreitete Hautfarn *Trichomanes speciosum* kommt in Mitteleuropa reliktilisch in Form von sich vegetativ vermehrenden „unabhängigen Gametophyten“ vor, welche in aller Regel keine Sporophyten mehr ausbilden. Im Frühjahr 1997 konnte die Art an 12 bislang unbekanntem Wuchsorten in Unter- und Oberfranken nachgewiesen werden. Die Funde in Oberfranken stellen gleichzeitig die Erstnachweise der Art für diesen nordöstlichsten Regierungsbezirk Bayerns dar. Bei den besiedelten Standorten handelt es sich um natürliche Felsen und Blockfelder aus Bunt- bzw. Rätssandstein, die eine gewisse Wasserzügigkeit aufweisen und über tiefe, dunkle Spalten und Höhlungen verfügen, in denen ein gleichbleibendes feucht-kühles Mikroklima vorherrscht. Die Mehrzahl der von den Gametophyten-Kolonien besiedelten Felsgebiete befindet sich in geschlossenen Laub- oder Mischwaldbeständen, teilweise in luftfeuchten Bachtälern und -schluchten. Aber selbst an einigen Felsstandorten in trockenen, lichten Kiefernforsten, fernab von Quellen oder Bächen, vermögen sich die Gametophyten in geeigneten Felsspalten zu halten. Neben Aspekten der allgemeinen Verbreitung, Morphologie, Reproduktionsbiologie und Florengeschichte von *T. speciosum* finden Verbreitung und Ökologie der Art in Bayern sowie Gesichtspunkte des Naturschutzes (Gefährdungsfaktoren, Schutzmöglichkeiten und Einstufungsvorschlag für die Roten Listen) Berücksichtigung.

Abstract

The filmy fern *Trichomanes speciosum*, which shows a strictly Atlantic distribution, occurs in Central Europe as a relict. There it is growing as an „independent gametophyte“ reproducing vegetatively via brood bodies (gemmae) without producing any sporophytes. It has been proven for 12 new locations in Lower and Upper Franconia in spring 1997. These recordings in Upper Franconia are the first evidence for this north-eastern Bavarian administration district. The habitats are primary rock faces and debris slopes consisting of sandstone of Mittlerer Buntsandstein and Rhaet layers (Lower and Upper Triassic, respectively). These provide a sufficient water supply and deep cracks and hollows in full shade with a permanent damp-cool microclimate. The majority of rock regions with gametophytes populations are covered by dense deciduous or mixed forests. They are to some extent located in humid brook valleys or gorges. At some of the sites, however, the gametophytes manage to survive in rock faces surrounded by thin, light pine stands with no adjacent spring or brook as long as suitable crevices are available. Apart from the issues of general distribution, morphology, reproduction biology, and historical phytogeography of *T. speciosum*, this paper focuses on distribution and ecology in Bavaria and aspects of environmental protection like threat, conservation possibilities, and suggestion for Red Data Book category classification for this species.

Keywords

Pteridophyta, Hymenophyllaceae, *Trichomanes speciosum*, „independent gametophytes“, Bavaria, Franconia, distribution, new records, ecology, endangerment, conservation

1. Einleitung

Charakteristisch für die Farnpflanzen (Pteridophyta) ist ein Generationswechsel, bei dem die diploide Sporophyten-Generation als auffällige „Farnpflanze“ in aller Regel dominiert, während die haploide, geschlechtliche Gametophyten-Generation, das Prothallium, oftmals sehr kurzlebig und unscheinbar ist. Vegetative Vermehrung ist von den Sporophyten einer ganzen Reihe von Farnpflanzen bekannt, während sie bei der gametophytischen Generation eher die Ausnahme darstellt und in erster Linie bei den überwiegend tropisch verbreiteten Familien *Grammitidaceae*, *Hymenophyllaceae* und *Vittariaceae* bekannt ist (vgl. KRAMER et al. 1995). Insbesondere bei einigen Hautfarngewächsen (*Hymenophyllaceae*) ist die Ausbildung von Brutkörpern (Gemmen) an den fadenförmigen Prothallien regelmäßig zu beobachten.

Durch die größere Toleranz der Gametophyten gegenüber ungünstigeren, in erster Linie kühleren Klimabedingungen, vermögen die Prothallien einiger Arten der warmgemäßigten oder subtropischen bis tropischen Klimazonen noch in Regionen zu wachsen, die den Sporophyten keine geeigneten Lebensbedingungen mehr bieten. Hier vermehren sich die Gametophyten rein vegetativ und sind nicht an das Vorhandensein einer sporophytischen Generation gebunden (FARRAR 1985), weshalb für sie der Ausdruck „independent gametophytes“ geprägt wurde. Arten mit einer solchen Strategie können ein wesentlich größeres Gesamtareal besiedeln, da Prothallien-Vorkommen oft mehr als 1000 km über das Areal der Sporophyten hinausreichen können (FARRAR 1992). Nach den Hypothesen von FARRAR (1990) könnten einige Kolonien dieser „independent gametophytes“ ein Alter von mehreren Millionen Jahren besitzen und ihre sporophytischen Ausgangsformen bereits ausgestorben sein. Mit *Vittaria appalachiana* (*Vittariaceae*) und *Trichomanes intricatum* (*Hymenophyllaceae*) wurden zwei solcher Formen, von denen bislang nur die Gametophyten bekannt sind, vor einigen Jahren in Nordamerika entdeckt und als eigene Arten beschrieben (FARRAR & MICKEL 1991, FARRAR 1992).

Aus Europa sind solche rein gametophytisch vorkommenden Arten bislang nicht bekannt; Nachweise von unabhängigen Gametophyten gelangen in den letzten Jahren aber für den Hautfarn *Trichomanes speciosum*. Die ersten Funde solcher „independent gametophytes“ erfolgten in England (RUMSEY & SHEFFIELD 1990) und in der Bretagne (PRELLI & BOUDRIE 1992), allerdings noch im Areal des Sporophyten von *T. speciosum*. Erstmals 1993 gelang ein Nachweis in Mitteleuropa (Luxemburg), fernab der nächsten Sporophyten-Vorkommen dieser sonst rein atlantisch verbreiteten Art (vgl. RASBACH et al. 1993, 1995). Durch systematische Feldforschung konnten daraufhin zahlreiche Gametophyten-Vorkommen in den Vogesen entdeckt sowie der Erstnachweis für Deutschland erbracht werden (RASBACH et al. 1993, 1995). Mittlerweile existieren Nachweise aus den Bundesländern Baden-Württemberg (RASBACH et al. 1995), Rheinland-Pfalz (RASBACH et al. 1993, 1995; BUJNOCH & KOTTKE 1994), Saarland (BUJNOCH 1995), Nordrhein-Westfalen (BENNERT et al. 1994), Hessen (HUCK in Druck), Bayern (KIRSCH & BENNERT 1996) sowie Sachsen (VOGEL et al. 1993). Die Funde im sächsischen Elbsandsteingebirge sowie dem angrenzenden böhmischen Teil dieses Gebirgszuges repräsentieren die bislang östlichsten Vorkommen von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten in Mitteleuropa und sind bereits mehr als 1000 km von den nächsten bekannten Sporophyten-Populationen entfernt (VOGEL et al. 1993).

In Mitteleuropa besiedeln die Prothallien tiefe, dunkle Höhlen und Spalten in wasserzügen, silikatischen Felsen und Blockfeldern. An diesen sehr spezifischen Wuchsorten herrscht ein gleichbleibendes Mikroklima vor, welches neben der sehr geringen Lichteinstrahlung durch eine konstant hohe Luftfeuchtigkeit charakterisiert ist.

Nachdem 1995 der Erstnachweis von Gametophyten des Prächtigen Hautfarns für Bayern im atlantisch bis subatlantisch getönten Spessart gelang (KIRSCH & BENNERT 1996) und dort bis heute insgesamt vier Vorkommen entdeckt wurden (Kirsch, mdl. Mitt.), konnten durch die

Verfasser im Frühjahr 1997 an 12 neuen Wuchsorten in verschiedenen Naturräumen Unter- und Oberfrankens Gametophyten-Vorkommen von *T. speciosum* nachgewiesen werden. Bereits seit dem Winter 1994/1995 waren durch einen der Verfasser (K. H.) einige potentielle Fundgebiete in Mittelfranken erfolglos abgesucht worden.

2. Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet erstreckt sich über die drei nordbayerischen Regierungsbezirke Unter-, Mittel- und Oberfranken. Naturräumlich ist das Gebiet sehr heterogen ausgestattet und weist neben Mittelgebirgszügen, wie der Rhön, subkontinental getönte Beckenlagen, wie das Maintal und das Mittelfränkische Becken, auf. Landschaftlich gehören weite Teile des Gebietes zum süddeutschen Schichtstufenland; geologisch ist es von triassischen Gesteinen wie Buntsandstein, Muschelkalk und Keuper geprägt (vgl. RUTTE & WILCZEWSKI 1983). Von besonderem Interesse für die vorliegende Untersuchung sind die Naturräume Schondra-Thulba-Südrhön, Itz-Baunach-Hügelland sowie das Obermainische Hügelland, die im folgenden kurz beschrieben sind.

In der Rhön, deren Sockel aus Trias-Sedimenten aufgebaut ist, überwiegen am West- und Südrand 120-150 m mächtige Buntsandstein-Ablagerungen, denen eine Basalt- oder Phonolithdecke von bis zu 120 m Mächtigkeit aufgelagert ist. Gebietsweise steht der Buntsandstein als natürlicher Felsen oberhalb von Fluß- und Bachtälern oder an sanft geneigten Oberhängen an. Neben Felsen sind stellenweise Blockfelder aus Buntsandstein zu finden. In der fast ausschließlichen Zusammensetzung aus Schichten des Buntsandsteins (vor allem Mittlerer Buntsandstein) wird die Nähe des Gebietes zum Buntsandstein-Spessart deutlich. Das Klima in der Rhön ist im Vergleich zu anderen Mittelgebirgen eher niederschlagsarm, was in der regenabschirmenden Wirkung gegenüber westlichen Klimateinflüssen durch die vorgelagerten Mittelgebirge wie Spessart und Vogelsberg begründet ist. Neben den relativ geringen Niederschlägen, deuten die niedrigen Wintertemperaturen auf eine mehr kontinentale Klimatönung hin (vgl. BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND [BayFORKLIM] 1996). Der der Hochrhön südlich vorgelagerte Naturraum Schondra-Thulba-Südrhön liegt zusätzlich im Regenschatten ihres Gipfelplateaus.

Im Keupergebiet nördlich des Mains sind natürliche Felsvorkommen selten oder sie fehlen über weite Strecken völlig. Anstehender Keupersandstein (Rhätsandstein) in Form von primären Felsen ist nur in den Naturräumen Itz-Baunach-Hügelland und Obermainischem Hügelland vorhanden.

Das Großklima im Itz-Baunach-Hügelland stellt eine Übergangssituation von ozeanisch zu mehr kontinental geprägtem Klima dar. Es handelt sich hier um ein typisches Sommerregengebiet, wie man es auch in anderen Flußtälern und ihren Seitentälern (z. B. Regnitztal im Mittelfränkischen Becken) findet (vgl. BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND [BayFORKLIM] 1996). Vergleicht man die Niederschlagssummen einiger Meßstationen in den Haßbergen, so zeichnet sich folgendes Bild ab: Randbereiche von Fluß- und Bachtälern haben recht geringe Niederschläge, die nur wenig oberhalb von 600 mm/Jahr liegen; am Fuß von Gebirgszügen erreichen die Niederschläge bereits etwa 700 mm/Jahr. Die Werte für die Kammlagen der Gebirgszüge mit Erhebungen bis zu 430 m ü. NN (Haubeberg nördlich Vorbach) liegen schon zwischen 750 und 800 mm/Jahr und deuten bereits eine atlantische Klimatönung an, die sich auch im gehäuftem Vorkommen von Pflanzenarten mit atlantischem Arealbild widerspiegelt (vgl. MEIEROTT 1994).

Das sich im Osten anschließende Obermainische Hügelland liegt in der collinen Stufe und ist klimatisch ebenfalls kleinflächig von der jeweiligen Geländemorphologie geprägt. Auch hier deutet sich eine Übergangssituation zwischen ozeanischen (Berglagen) und kontinentalen

(Becken- und Tallagen) Klimaeinflüssen an. Geomorphologisch fallen besonders die von den Keuperschichten gebildeten Talhänge auf, die steil zum Main hin abfallen. Die oberste Talkante wird vom Rhätsandstein gebildet, der vor allem im Raum Burgkunstadt in beeindruckenden Felskulissen auftritt. Im Raum Bayreuth treten die Rhätschichten in einigen tief eingeschnittenen Bachschluchten sowie an Steilhängen zu Tage. Geologisch ist der Naturraum Obermainisches Hügelland durch die Übergangszone zwischen Keuper und der Jurastufe geprägt, die sich in oft kleinräumigem Wechsel der geologischen Bedingungen widerspiegelt.

3. Material und Methode

Es wurden auf Grund der geologischen Verhältnisse zahlreiche Gebiete in Unter-, Mittel- und Oberfranken ausgewählt und an Hand der Topographischen Karten 1 : 25 000 des Bayerischen Landesvermessungsamtes auf das Vorhandensein natürlicher Felsgebiete und Blockfelder überprüft. Zusätzlich wurden verschiedene Botaniker mit entsprechender Ortskenntnis befragt, um weitere Hinweise auf potentielle Wuchsgebiete zu erhalten. Im Gelände wurden die in Frage kommenden Felsgebiete und Blockfelder in zahlreichen Exkursionen auf mögliche Gametophyten-Vorkommen von *T. speciosum* abgesucht. Hierzu war gründliches Ausleuchten der geeigneten Felsspalten und -höhlen mit einer starken Taschenlampe notwendig. Mit einem Greifer wurden kleine Proben der entdeckten Gametophyten-Rasen entnommen und mittels einer Handlupe bei 10-15-facher Vergrößerung bzw. mit einem Geländemikroskop bei 100-300-facher Vergrößerung untersucht. Für eine eingehendere Prüfung und als Belegmaterial wurden kleine Teile von Gametophyten-Polstern entnommen und in Schnappdeckelgläsern, denen ein Tropfen Wasser zugesetzt wurde, aufbewahrt. Unter diesen Bedingungen lassen sich die Gametophyten teilweise länger als ein Jahr am Leben erhalten. In einigen weitläufigeren Felsgebieten konnten mehrere Gametophyten-Kolonien nachgewiesen werden; in der Verbreitungsübersicht sind diese nur als jeweils ein Vorkommen gewertet.

4. Morphologie der Gametophyten

Die Vertreter der Familie *Hymenophyllaceae* sind durch faden- bis bandförmige Prothallien charakterisiert (METTENIUS 1864) und weisen in diesem Merkmal eine Besonderheit innerhalb der leptosporangiaten Farne auf, welche in der Regel flächige, herzförmige Prothallien besitzen, die an thallose Lebermoose erinnern. *Trichomanes speciosum* besitzt fädige, reich verzweigte Prothallien, die durch die Fähigkeit zur vegetativen Vermehrung kleine Kolonien bis hin zu ausgedehnten Rasen ausbilden können. Auf Grund des für ein Farnprothallium ungewöhnlichen Habitus fallen die Gametophyten von *T. speciosum* im Gelände kaum auf und sind nur durch den Kenner zu erkennen. Erst unter dem Mikroskop lassen sich Strukturen beobachten, die eine eindeutige Abgrenzung gegenüber Moosprotonemen und Grünalgen ermöglicht. Im Gegensatz zu Moosvorkeimen besitzen die mehrzelligen, chloroplastenreichen Prothallienfäden von *T. speciosum* rechtwinklig verlaufende und keine schräg angeordneten Zellwände (Abb. 1, o.l.). Von fädigen Grünalgen unterscheiden sich die *Trichomanes*-Prothallien durch das Vorhandensein von einzelligen, rotbraunen Rhizoiden, mit denen die Gametophyten Kontakt zum Substrat haben (Abb. 1, o.r.). Eine zweifelsfreie Ansprache erlauben die sockelförmigen Gemmenträger-Zellen (Gemmiphoren), an deren Ende quer angeordnete wenigzellige Brutkörper (Gemmen) ausgebildet werden, die der vegetativen Vermehrung dienen und, von der Gemmiphore abgelöst, neue Gametophyten-Kolonien begründen können (Abb. 1, u.l. + u.r.). Durch diese Strategie können sich die Prothallien von *T. speciosum* unbegrenzt vegetativ vermehren, ohne dabei auf das Vorhandensein der sporenerzeugenden Generation am gleichen Wuchsort angewiesen zu sein („independent gametophytes“).

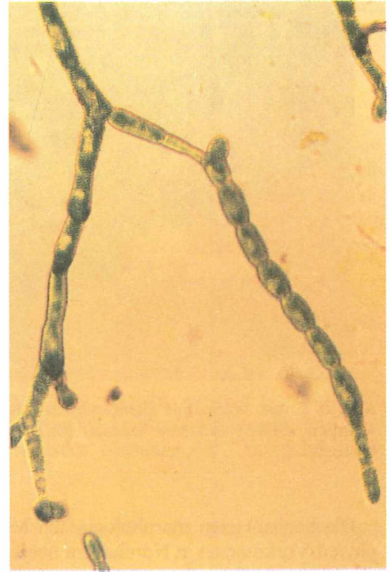
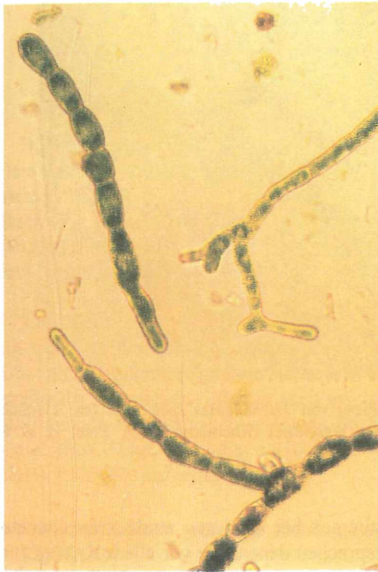
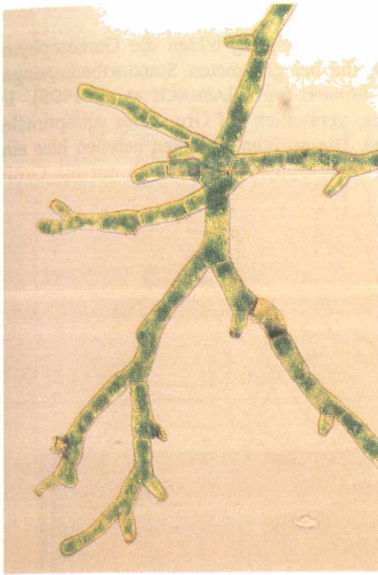


Abb. 1: o.l.: Mehrzellige, chloroplastenreiche Gametophyten-Fäden (Filamente) von *Trichomanes speciosum* mit rechtwinklig angeordneten Zellwänden, Verzweigungen und sockelförmigen Zellen (Gemmiphoren); o.r.: Gametophyten-Fäden mit einzelligen, rotbraunen Rhizoiden; u.l.: gegabeltes Filament mit einem dem Gemmiphor aufsitzenden Brutkörper (Gemme); u.r.: zwei Brutkörper (5- bzw. 7-zellig), eine weitere Gemme sitzt noch dem Gemmiphor an. Herkunft des Pflanzenmaterials: Lichtensteiner Wald östlich Rabelsdorf (5830/2). Präparation und Fotos: H. & K. Rasbach (Vergrößerung ca. 72-fach).

Durch die Fähigkeit zur Zellteilung und reichen Verzweigung bilden die Gametophyten watteartige Kolonien und lückige Rasen (Abb. 2), die bei geeigneten Standortbedingungen Flächen von mehreren Quadratmetern einnehmen können (vgl. RASBACH et al. 1995). Im Untersuchungsgebiet konnten solch große Bestände, vermutlich auf Grund der suboptimalen klimatischen Bedingungen, nicht beobachtet werden. Die größten Kolonien nehmen hier eine Fläche von maximal 50 cm² ein; oft erreichten die Gametophytenpolster auch nur die Größe eines Pfennigstückes.

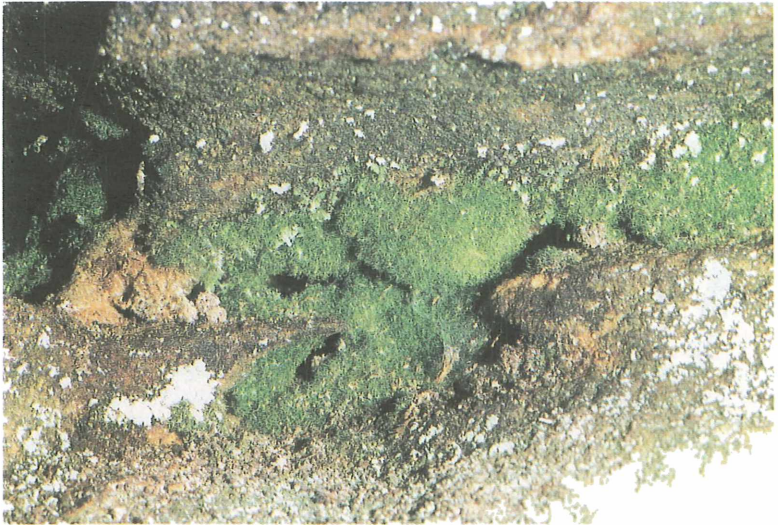


Abb. 2: Grüne, watteartige Gametophyten-Polster (Prothallien) von *Trichomanes speciosum* (ca. 1½-fache natürliche Größe) an einem Standort bei Bollendorf in der West-Eifel (Rheinland-Pfalz). Foto: H. & K. Rasbach.

Die beobachteten morphologischen Merkmale stimmen bei allen neu entdeckten Gametophyten-Vorkommen in Nordbayern überein und entsprechen denen, die vor allem RASBACH et al. (1993, 1995) sowie auch KIRSCH & BENNERT (1996) für *Trichomanes*-Prothallien aus verschiedenen Regionen Mitteleuropas bereits ausführlich beschrieben haben. Eine zusammenfassende Übersicht aller morphologischen Elemente gibt Abb. 3. Antheridien, Archegonien oder junge Sporophyten, wie sie RASBACH et al. (1995) an wenigen Wuchsorten in den Vogesen und vereinzelt in der Eifel und den Ardennen nachweisen konnten, wurden bei den nordbayerischen Vorkommen nicht beobachtet.

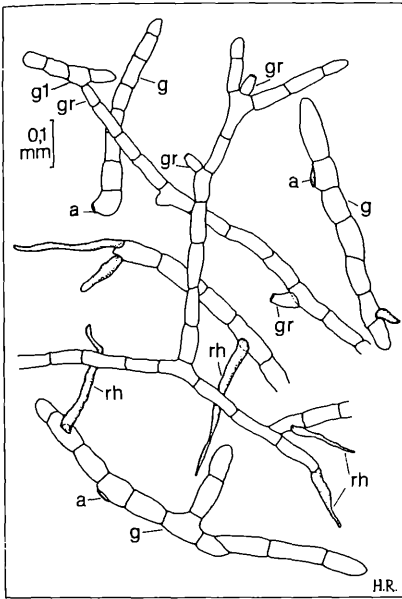


Abb. 3: Gametophyten-Filamente von *Trichomanes speciosum* (Chloroplasten nicht gezeichnet). gr = Gemmiphore; g = Gemme; a = Abbruchstelle an den Gemmen; g1 = Gemme, die noch der Gemmiphore anheftet; rh = Rhizoiden (aus RASBACH et al. 1995).

5. Verbreitung von *Trichomanes speciosum* in Bayern

Bislang waren Gametophyten-Vorkommen von *Trichomanes speciosum* in Bayern nur aus dem Spessart bekannt (KIRSCH & BENNERT 1996). Dort konnten neben den drei bereits publizierten Funden (Silberloch-Bach-Schlucht nordnordwestlich Neustadt a. Main [6023/3], Gai-Bach-Tal südlich Neustadt a. Main [6023/3] und Klingen-Bach-Tal westlich Michelrieth [6123/3]) durch H. Kirsch (unpubl.) noch eine vierte Wuchsstelle entdeckt werden (Schächerloch nordwestlich Schleifthor [6123/1]).

Am 22.02.1997 gelang den Autoren ein Nachweis von *Trichomanes*-Gametophyten im Naturraum Itz-Baunach-Hügelland nördlich von Bamberg, der der Anlaß für eine systematische Überprüfung aller geeigneten Wuchsorte in dieser Region und benachbarten Naturräumen darstellte. In zahlreichen, oftmals auch erfolglosen Exkursionen gelangen weitere Nachweise im Itz-Baunach-Hügelland sowie Funde im Naturraum Schondra-Thulba-Südrhön und im Obermainischen Hügelland, die nachfolgend nach fortlaufender Nummer der Topographischen Karte 1 : 25 000 aufgeführt sind:

- Finsterbuch-Höhe nördlich Heckmühle (5724/4), 370 m ü. NN; O. Elsner & B. Räh (15.04.1997)
- Wildweibstein am Mühlberg westlich Heckmühle (5824/2), 350 m ü. NN; O. Elsner, A. Laudensack & B. Räh (30.03.1997)
- Sippach-Tal südöstlich Sippachsmühle (5824/2), 300 m ü. NN; O. Elsner, F. Elsner, K. Horn & A. Laudensack (20.04.1997)
- Lichtensteiner Wald östlich Rabelsdorf (5830/2), 410 m ü. NN; K. Horn, O. Elsner, L. Meierott & B. Reiser (01.03.1997)
- Haubeberg nördlich Vorbach (5830/3), 400 m ü. NN; O. Elsner & F. Elsner (06.04.1997)

- westlich Lichtenstein (5830/4), 390 m ü. NN; K. Horn & O. Elsner (22.02.1997)
- Merzbacherpoint westlich Wüstenwelsberg (5830/4), 370 m ü. NN; K. Horn, O. Elsner, L. Meierott & B. Reiser (01.03.1997)
- Röhberg nördlich Setzelsdorf (5831/1), 330 m ü. NN; O. Elsner & K. Horn (09.04.1997)
- südlich Kirchlein (5833/4), 385 m ü. NN; K. Horn (13.04.1997)
- Steinert nordöstlich Jesserndorf (5930/1), 410 m ü. NN; O. Elsner & F. Elsner (31.03.1997)
- Teufelsloch nördlich Oberwaiz (6034/2), 400 m ü. NN; K. Horn & M. Schmid (30.03.1997)
- Esbach-Schlucht nördlich Mistelbach (6035/3), 390 m ü. NN; K. Horn & O. Elsner (03.04.1997)

In den geeignet erscheinenden mittelfränkischen Sandsteingebieten (Schwarzach-Klamm bei Gsteinach, Seitentäler der Schwarzach bei Grünsberg, Rhätschluchten im Raum Kalchreuth sowie Rhätschluchten im Raum Spalt) konnte trotz intensiver Suche, mit der bereits im Winter 1994/95 begonnen wurde, kein Nachweis von *Trichomanes*-Gametophyten erbracht werden.

Eine Übersicht über die derzeit bekannte Verbreitung der Gametophyten von *T. speciosum* in Bayern gibt Abb. 4.

Durch die Nachweise im Itz-Baunach-Hügelland und dem Obermainischen Hügelland östlich bis in den Raum Bayreuth deutet sich ein Anschluß der bis lang sehr isoliert erscheinenden Fundpunkte im Elbsandsteingebirge (Sachsen) an das mittlerweile ziemlich geschlossene Areal der Gametophyten-Vorkommen in Westdeutschland an.

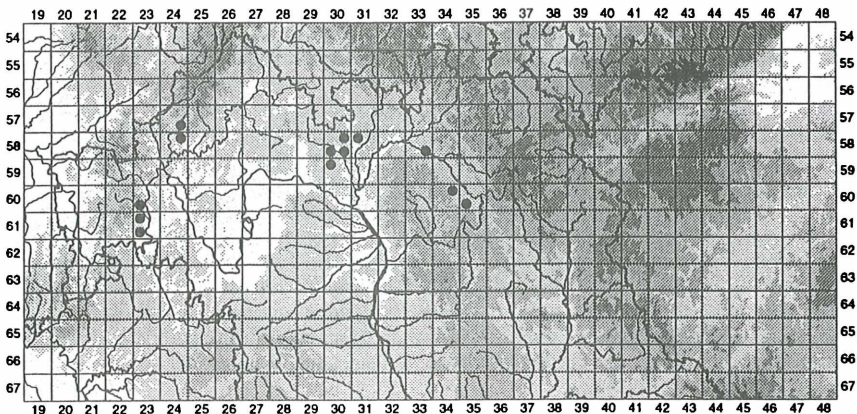


Abb. 4: Verbreitung von *Trichomanes speciosum* (Gametophyten-Vorkommen) in Bayern nach derzeitigem Kenntnisstand (Nachweise aus dem Zeitraum 1995-1997). Die Grautöne symbolisieren folgende Höhenstufenintervalle (weiß bis dunkelgrau): 75-150 m, >150-300 m, >300-450 m, >450-600 m, >600-900 m, >900-1200 m, >1200-1500 m.

6. Geologische und ökologische Bedingungen der bayerischen Wuchsorte

Die Gametophyten von *Trichomanes speciosum* siedeln in tiefen Höhlen und Spalten natürlich entstandener Felsformationen aus silikatischem, stets wasserzügigen Gestein. Diese können

als Blockfelder, Felswände oder kleine, einzelstehende Felsen, ausgebildet sein (Abb. 5-8). Generell befinden sich die besiedelten Felsen an schattigen bis halbschattigen Waldstandorten, oft in der Nähe von Bächen oder Flußläufen, die für eine gleichmäßig hohe Luftfeuchtigkeit sorgen. Bevorzugt werden verschiedene Sandsteine besiedelt, aber auch andere silikatische Gesteinsarten wie Granit, Quarzit oder devonische Schiefer sind als Substrat bekannt (RASBACH et al. 1995).

Die von den Gametophyten besiedelten Felsspalten und -höhlen stellen sehr spezifische Sonderstandorte dar, welche durch äußerst geringe Lichteinstrahlung und ein stets feucht-kühles Mikroklima sowie nahezu fehlende Konkurrenz durch andere Pflanzen charakterisiert sind.

Abweichend von den bereits von KIRSCH & BENNERT (1996) aus dem Spessart sowie von VOGEL et al. (1993) und RASBACH et al. (1995) für verschiedene Regionen Mitteleuropas beschriebenen Wuchsorten weisen einige der neu entdeckten Vorkommen in Bayern standörtliche Besonderheiten auf, die die Fähigkeit der *Trichomanes*-Gametophyten belegen, auch an relativ trockenen Felsstandorten zu überdauern. So befinden sich einige der besiedelten Felsgebiete in trockenen, lichten Kiefernforsten, fernab von Bachläufen oder Quellen, die für eine konstant hohe Luftfeuchtigkeit sorgen könnten (Abb. 8). Allerdings muß auch hier ein ununterbrochener Zustrom von Feuchtigkeit aus dem Gestein selbst erfolgen. Hinzu kommt die Lage vieler Wuchsorte in eher subkontinental getönten Gebieten. Auch das felsbildende Gestein weicht von den bislang in der Literatur für *T. speciosum* genannten Substraten vielerorts ab. Mit Ausnahme der Südrhön (Mittlerer Buntsandstein) sind die Sandstein-Fels-Vorkommen in Nordbayern, an denen Nachweise von *Trichomanes*-Gametophyten gelangen, aus Rhätsandstein aufgebaut.

6.1 Geologie

In der Südrhön besiedeln die Gametophyten von *T. speciosum* Spalten und Höhlen des Mittleren Buntsandsteins. Diese geologische Schicht, die auch als Hauptbuntsandstein bezeichnet wird, bildet den Sockel der aus den Tallagen von Fränkischer Saale und Schondra steil aufsteigenden Buntsandsteinberge der unterfränkischen Trias. Dort, wo die aus dem Mittleren Buntsandstein (sm₁) bestehenden Steilhänge unvermittelt in einen sanft geneigten Oberhang übergehen, steht die obere Abteilung des Hauptbuntsandsteins (sm₂) in Form natürlicher Felsen („Felsensandstein“) an. Hangunterhalb ihres Ausstriches bildet diese Schicht oft umfangreiche Felsmeere und Blockfelder aus (Abb. 5; SCHUSTER 1925, RUTTE & WILCZEWSKI 1983). Die Mächtigkeit des Oberen Hauptbuntsandsteines beträgt im Schnitt 10-30 m, die Höhe der anstehenden Felsen maximal 10 m. Die Felsmeere werden von Blöcken fein bis grobkörniger Sandsteine mit hohem Quarzgehalt gebildet, die oft verkieselt und daher sehr witterungsbeständig sind (SCHUSTER 1925).

Im Itz-Baunach-Hügelland sowie dem Obermainischen Hügelland besiedeln die Gametophyten von *T. speciosum* durchweg Felsen aus Rhätsandstein. Beim Rhät, der von den meisten Autoren dem Oberen Keuper zugerechnet wird, handelt es sich um Übergangsschichten zum Lias (Rhät-Lias-Übergangsschichten = „Rhätolias“). Die Ablagerungen dieser geologisch jungen Sandsteine erfolgten an der Wende von der Trias zum Jura (vgl. KESSLER 1973). Es sind sandig-tonige Schichten mit einer Mächtigkeit von bis zu 60 m, die aus einer Wechsellagerung von Tonen, Letten und Sandsteinbänken aufgebaut sind. Die Sandsteine des Rhäts mit einer Mächtigkeit von ca. 25 m stehen an Steilhängen von Höhenzügen (z. B. Raum Burgkunstadt) sowie an engen Talhängen (Rhätschluchten im Raum Bayreuth) an (vgl. EMMERT 1977).



Abb. 5: Blockfeld des Oberen Hauptbuntsandsteins (sm₂) im Sippach-Tal (Südrhön) mit reichen Gametophyten-Vorkommen von *Trichomanes speciosum*. Foto: K. Horn (20.04.1997).



Abb. 6: Einzelstehender, kleiner Rhätsandsteinfelsen mit Gametophyten-Vorkommen von *Trichomanes speciosum* im Itz-Baunach-Hügelland (Lichtensteiner Wald östlich Rabelsdorf). Foto: K. Horn (01.03.1997).

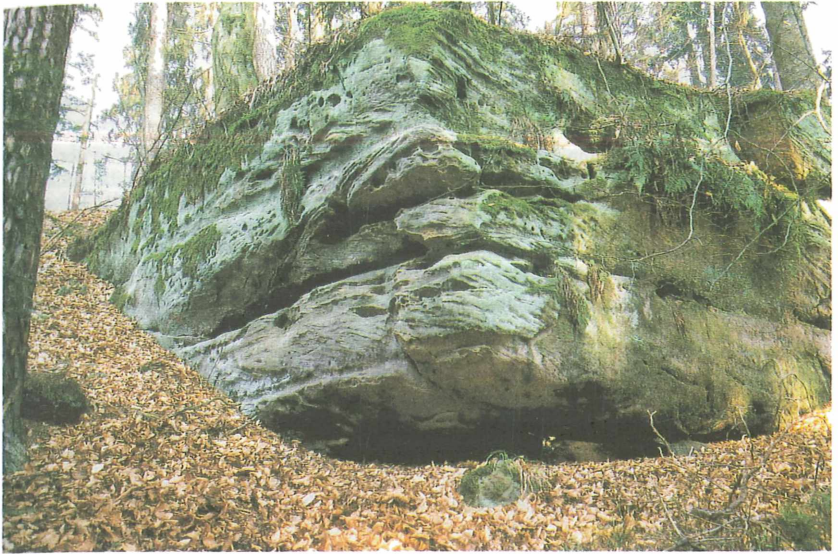


Abb. 7: Wuchsort von *Trichomanes*-Gametophyten im Teufelsloch nördlich Oberwaiz (Obermainisches Hügelland). Foto: K. Horn (03.04.1997).



Abb. 8: Selbst an Rhätfels-Standorten in trockenen, lichten Kiefernforsten, fernab von Quellen oder Bächen, vermögen sich die Gametophyten von *Trichomanes speciosum* in geeigneten Felsspalten zu halten (Esbach-Schlucht nördlich Mistelbach, Obermainisches Hügelland). Foto: K. Horn (03.04.1997).

Der Rhätsandstein ist in frischem Zustand gut an seiner hellen, grau bis grauweißen Farbe zu erkennen; in verwittertem Zustand herrschen gelbliche bis bräunliche Farbtöne vor. Das Gestein ist ein massiger, gelegentlich kreuz- oder diagonalgeschichteter, nur schwach gebundener Sandstein, der früher als Bausandstein gebrochen wurde und teilweise auch heute noch gebrochen wird. Der feldspatreiche, mittel- bis grobkörnige Sandstein weist im allgemeinen eine gute Sortierung auf, wobei auch flach linsenförmig eingelagerte Konglomerate anzutreffen sind. Das Bindemittel ist quarzitisch, zum Teil auch karbonatisch. Eine umfassende Darstellung der Stratigraphie und chemisch-physikalischen Zusammensetzung des Rhätsandsteins gibt KESSLER (1973). Gametophyten von *T. speciosum* wurden erwartungsgemäß nur an quarzitisch gebundenen Rhätfelsen gefunden. Der ausgeprägte Quellhorizont zwischen den wasserstauenden Schichten des Feuerletten und des Rhätsandsteins bedingt die zahlreichen Quellaustritte im oberen Hangbereich vieler Gebiete (vgl. SCHRÖDER 1976). Gerade dadurch sind die oft starken Rutschungen und Bergstürze von Rhätfelsen zu erklären (HOFFMANN 1970).

6.2 Klimatische Faktoren

Wichtige klimatische Faktoren der Fundgebiete von *T. speciosum* in Bayern sind in Tab. 1 zusammengestellt. Während das Fundgebiet im Spessart durch ein subatlantisches Klima gekennzeichnet ist (vgl. KIRSCH & BENNERT 1996), liegen die übrigen vier Fundgebiete in Nordbayern im Übergangsbereich zwischen ozeanischen und kontinentalen Klimaeinflüssen.

Tab. 1: Klimadaten der Fundgebiete von *Trichomanes speciosum* in Bayern (Quelle: BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND [BayFORKLIM] 1996).

	Spessart	Südrhön	Itz-Baunach-Hügelland	Raum Burgkunstadt	Raum Bayreuth
mittlere Lufttemperatur/Jahr [°C]	8 - 9	7 - 8	7 - 9	7 - 8	7 - 8
tägliches Minimum der Lufttemperatur im Januar [°C]	-2 - -4	-2 - -4	-3 - -4	-4 - -5	-4 - -5
mittlere Zahl der Frosttage/Jahr	80 - 100	90 - 110	90 - 120	110 - 120	100 - 120
mittlere Niederschlags-summe/Jahr [mm]	750 - 950	650 - 850	650 - 850	650 - 750	550 - 650
mittlere Zahl der Nebeltage/Jahr	40 - 80	40 - 80	20 - 60	20 - 40	20 - 40
Dampfdruck [hPA]	> 9,2	9,2 - 9,6	8,8 - 9,6	8,8 - 9,2	8,8 - 9,2

Kleinklimatisch haben jedoch Faktoren wie Höhenlage, Geländemorphologie, Exposition und Wasserhaushalt eines Gebietes entscheidenden Einfluß auf die jeweiligen Klimabedingungen eines Gebietes und können diese oft entscheidend beeinflussen (vgl. Abschnitt 2). So ist das Lokalklima durch die austretenden Quellen im Bereich des Feuerletten und anstehender Rhätfelsen – insbesondere in schattigen Buchenwäldern oder tief eingeschnittenen Bachschluchten – kühl und feucht. Zusätzlich ist der bevorzugte Standort der Gametophyten in den tiefergelegenen und schmalen Felsspalten, meist unmittelbar über der Bodenoberfläche, durch eine gleichbleibend hohe Luftfeuchtigkeit geprägt. An Felsstandorten in trockenen Kiefernforsten besiedeln die *Trichomanes*-Gametophyten nur sehr tiefe und schmale Spalten, die sich teilweise bis zu 2 m in den Felsen erstrecken. Nach den bisherigen Beobachtungen hat das Mikroklima in den besiedelten Spalten und Höhlen einen wesentlich größeren Einfluß als das umgebende Klima. Dies zeigt sich auch in der ganz offensichtlich fehlenden Präferenz für eine

bestimmte Exposition der besiedelten Felsstandorte, worauf schon RASBACH et al. (1995) hinweisen. HERTEL (1974) vertritt dagegen die Auffassung, daß hinsichtlich der Luftfeuchtigkeit und der Temperaturverhältnisse kaum Unterschiede zwischen dem Mikroklima von Felsspalten und -höhlen und dem benachbarter Felsflächen bestehen. Als wesentlicher ökologischer Standortfaktor für eine atlantisch verbreitete Art wie *T. speciosum* ist das hohe Wärmeleitungs- und Wärmespeicherungsvermögen von Sandsteinfelsen zu nennen (FIRBAS 1924). Extreme Temperaturschwankungen im Tages-/Nachtrhythmus bzw. im Jahresverlauf treten an den Felsstandorten in weit geringerem Maße auf als in der Umgebung. Selbst im Winterhalbjahr herrschen in den Spalten und Höhlen der Felsen relativ konstante Temperaturen vor, die weit über denen der Außentemperatur liegen (vgl. RASBACH et al. 1995). Durch diesen Effekt nähert sich das Standortklima von Felsstandorten selbst in subkontinental getönten Regionen, wie dem Untersuchungsgebiet, dem arider Gebiete an (FIRBAS 1924). HERTEL (1924) spricht sogar von einem vergleichsweise subozeanischen bzw. ozeanischen Mikroklima an durch Wald beschatteten Felsstandorten.

6.3 Vergesellschaftung

Die Gametophyten-Kolonien von *T. speciosum* bilden eine artenarme Reliktgesellschaft, in der in den meisten Fällen keinerlei andere Pflanzenarten zu finden sind. Vereinzelt sind gemeinsame Vorkommen mit Moosen und Grünalgen zu beobachten. Im Spessart ist insbesondere die Vergesellschaftung mit dem Leuchtmoos (*Schistostega pennata*) auffällig (KIRSCH & BENNERT 1996), welches ebenfalls in einer hochspezialisierten, artenarmen Gesellschaft in Felsspalten und Höhlen kalkfreier Gesteine vorkommt und vielerorts eine Ein-Art-Gesellschaft bildet (VON DER DUNK & VON DER DUNK 1970; vgl. allerdings HERTEL 1974). Auch in Oberfranken konnte *Schistostega pennata* in größeren Beständen an mehreren Wuchsorten von *T. speciosum* beobachtet werden, meidet dort allerdings selbst als Protonema die dunklen Felsspalten, die von den Gametophyten-Kolonien des Prächtigen Hautfarns besiedelt werden. Das gemeinsame Vorkommen von *Trichomanes*-Gametophyten mit weiteren Moosarten wie *Diplophyllum albicans* und *Isopterygium elegans*, wie es VOGEL et al. (1993) für das Elbsandsteingebirge beschreiben, wurde im Untersuchungsgebiet nicht beobachtet und dürfte ebenfalls die Ausnahme darstellen.

7. *Trichomanes speciosum* als Klimarelikt in Mitteleuropa

Trichomanes speciosum zeigt in Europa als Sporophyt eine extrem ozeanische Verbreitung (JALAS & SUOMINEN 1972) und ist auf Gebiete mit milden Wintern und feuchten Sommermonaten beschränkt. In sommertrockenen Regionen Europas, wie dem Mittelmeergebiet, findet die Art nur sehr lokal an Sonderstandorten, wie im Bereich schattiger Gebirgsbäche in sehr niederschlagsreichen Lagen, geeignete Lebensbedingungen (Apuanische Alpen [PIGNATTI 1982]). Selbst auf den Makaronesischen Inseln ist *T. speciosum* auf Zonen mit besonderen klimatischen Bedingungen beschränkt und wächst dort überwiegend in den stets luftfeuchten und sehr niederschlagsreichen Lorbeerwäldern der Gebirge. Die östlichsten Populationen mit voll ausdifferenzierten Sporophyten sind auf dem europäischen Kontinent in der Bretagne (PRELLI & BOUDRIE 1992) und auf den Britischen Inseln (PAGE 1988) bekannt. Dort sind Sporophyten und Gametophyten am selben Wuchsort zu beobachten (vgl. RUMSEY et al. 1992). Mittlerweile konnten auch in Mitteleuropa (Vogesen) in einer großflächigen Gametophyten-Population winzige Sporophyten nachgewiesen werden, die allerdings ab einer Wedellänge von etwa 12 mm wieder absterben (RASBACH et al. 1995). Bei der überwiegenden Mehrzahl der Funde in Mitteleuropa handelt es sich hingegen um Gametophyten-Kolonien, die sich ausschließlich vegetativ vermehren (vgl. Abschnitt 4). Auf Grund der sehr speziellen Standorte

und der oft isolierten Lage vieler kleiner Fundgebiete erscheint eine Ansiedlung aus Sporenfernflug äußerst unwahrscheinlich. Auch eine Verbreitung über Gemmen ist über größere Distanzen auszuschließen, da diese außerhalb ihres benötigten Mikroklimas innerhalb kurzer Zeit absterben. Somit sind die mitteleuropäischen Vorkommen von *T. speciosum* nur als Klimarelikte aus einer Zeit zu erklären, die auch den Sporophyten geeignete Lebensmöglichkeiten geboten hat. Mit zunehmender Klimaänderung starben die Sporophyten von *T. speciosum* ab, die zur vegetativen Vermehrung befähigten Gametophyten konnten sich jedoch durch ihre ökologische Einnischung an den heute besiedelten Sonderstandorten vielerorts halten. VOGEL et al. (1993) diskutieren als mögliche Besiedlungsphasen der Sporophyten das Atlantikum (5800 bis 3000 v. Chr.) bzw. das Subatlantikum (500 v. Chr. bis 700 n. Chr.). Auch KIRSCH & BENNERT (1996) sprechen sich für diese Theorie aus.

8. Gefährdung und Schutz

Nach der derzeit gültigen Fassung der Roten Liste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands gilt *Trichomanes speciosum* als ungefährdet (KORNECK et al. 1996). Trotz der mittlerweile zahlreichen Nachweise, speziell im Westen Deutschlands, die auf den ersten Blick der Gefährdungsdefinition im Sinne von SCHNITTLER et al. (1994) widersprechen, halten wir eine Einstufung als „extrem selten“ (Kategorie R) aus folgenden Gründen für angebracht: Zum einen handelt es sich bei *T. speciosum* um eine stenöke, in Deutschland seltene, gebietsweise sogar extrem seltene Art, deren bekannte Vorkommen, wie gerade in Bayern, auf wenige, kleinräumige Fundgebiete beschränkt sind; zum anderen treffen mehrere näher zu erörternde biologische Risikofaktoren zu. Da in Deutschland bislang keine Sporophyten von *T. speciosum* nachgewiesen werden konnten und Vorkommen derselben auf Grund des heute nicht mehr geeigneten Klimas nahezu auszuschließen sind, hat *T. speciosum* bei uns keine Möglichkeiten zur Fernverbreitung über Sporen. Auch eine Neubesiedlung geeigneter Standorte über Sporenfernflug aus westeuropäischen Populationen erscheint eher unwahrscheinlich, da sich die nächstgelegenen, zur Sporenbildung befähigten Sporophyten-Vorkommen in Westfrankreich bzw. auf den Britischen Inseln befinden (JALAS & SUOMINEN 1972). Aus diesem Grund können in Mitteleuropa auch keine potentiell geeigneten Sekundärstandorte besiedelt werden, außer es sind bereits Gametophyten-Kolonien in unmittelbarer Nachbarschaft vorhanden. Auch eine Wiederbesiedlung durch anthropogene Maßnahmen gestörter Wuchsorte, an denen vorhandene Gametophyten-Kolonien bereits abgestorben sind, erscheint daher sehr unwahrscheinlich. Hinzu kommt die große Empfindlichkeit von *T. speciosum* auf Änderungen des Mikroklimas oder des Wasserhaushaltes im Wuchsortbereich, da die extrem stenöke Art auf primäre Felsstandorte mit gleichbleibendem feucht-kühlen Mikroklima angewiesen ist (vgl. Abschnitt 6). Auch die forstwirtschaftliche Nutzung vieler Wuchsorte stellt einen nicht unwesentlichen Gefährdungsfaktor dar. Bei Holzeinschlag oder wasserbaulichen Maßnahmen (insbesondere Quellfassungen) kann es im Bereich der Wuchsorte zu einer merklichen negativen Veränderung des Mikroklimas kommen. Hieraus resultiert eine potentielle Gefährdung der meisten Vorkommen von *T. speciosum*. Da erst seit wenigen Jahren auf Vorkommen von *T. speciosum* in Deutschland geachtet wird, sind kaum Aussagen über die Bestandsentwicklung möglich. Allerdings ist zu vermuten, daß bereits eine Reihe von Vorkommen in der Vergangenheit durch forstbauliche Maßnahmen, wie Umstrukturierung der ehemals natürlichen bzw. naturnahen Laub- und Mischwaldbestände in Kiefern- und Fichtenforste, in Unkenntnis vernichtet wurde. Gerade die geringe Vitalität und die oft minimalen Bestandsgrößen der Vorkommen an Felsstandorten in Nadelholz-dominierten Forstbeständen untermauern diese Vermutung. Durch die Nutzung vieler Sandsteingebiete als Steinbrüche dürften ebenfalls einige ehemals besiedelten Wuchsorte zerstört worden sein. Im Untersuchungsgebiet fand in der Vergangenheit selbst in vielen kleinen Felsgebieten zumindest bäuerlicher Steinbruchbetrieb statt.

T. speciosum als stenöke Reliktart läßt sich in Deutschland nur durch konsequenten Biotopschutz erhalten. Eine Unterschutzstellung zumindest bedeutender Vorkommen in Form von Ausweisungen als Naturschutzgebiete bzw. Naturdenkmäler ist zwingend notwendig. Von einer forstwirtschaftlichen Nutzung der Wuchsorte in Form von Kahlschlägen muß unter allen Umständen abgesehen werden. Eine Plenternutzung hingegen dürfte die Art kaum gefährden. Die zuständigen Forstbehörden und Waldbesitzer sollten von den bekannten Gametophyten-Vorkommen und ihrer Schutzwürdigkeit in Kenntnis gesetzt werden, damit sich gefährdende Eingriffe zukünftig vermeiden lassen.

Neben einer Einstufung in den Roten Listen als „extrem selten“ sollte *T. speciosum* in Deutschland in die Liste der gesetzlich geschützten Arten aufgenommen werden, wie dies bereits RASBACH et al. (1995) und KIRSCH & BENNERT (1996) fordern.

Danksagung

Besonderer Dank gebührt Frau H. und Herrn Dr. K. Rasbach (Glottertal) für die Anfertigung der Mikrofotos, die Überlassung von Abbildungsvorlagen sowie für die Durchsicht des Manuskriptes. Die Herren N. Meyer (Oberasbach) und T. Wager (Nürnberg) korrigierten das Abstract. Den Herren Dr. K. von der Dunk (Hemhofen), Dr. E. Hertel (Bayreuth), A. Laudensack (Aschach), Prof. Dr. L. Meierott (Gerbrunn), B. Räth (Kerfeld) und Dr. W. Türk (Bayreuth) gilt unser Dank für Hinweise auf Felsstandorte. Herr W. Subal (Weißenburg i. Bay.) erstellte in bewährter Form die Verbreitungskarte. Herrn Prof. Dr. H. W. Bennert (Bochum) danken wir für die Beschaffung von Literatur. Herrn H. Kirsch (Frammersbach) gilt unser Dank für die Mitteilung eines noch nicht publizierten Fundes im Spessart und die Erlaubnis, diesen in der vorliegenden Arbeit nennen zu dürfen.

Literatur

- BAYERISCHER KLIMAFORSCHUNGSVERBUND [BayFORKLIM] (Hrsg.) (1996): Klimaatlas von Bayern. – Selbstverlag des Bayerischen Klimaforschungsverbundes, München.
- BENNERT, H. W., W. JÄGER, W. LEONHARDS, H. RASBACH & K. RASBACH (1994): Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) auch in Nordrhein-Westfalen. – Flor. Rundbr. **28** (1): 80.
- BUJNOCH, W. (1995): Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 11. Nachtrag. – *Dendrocopos* **22**: 203.
- BUJNOCH, W. & U. KOTTKE (1994): Der Gametophyt von *Trichomanes speciosum* WILLD. im Regierungsbezirk Trier. – *Dendrocopos* **21**: 225-230.
- DUNK, K. VON DER & K. VON DER DUNK (1970): Kann man von einer Leuchtmoos-Gesellschaft sprechen? – *Herzogia* **1**: 355-365.
- EMMERT, U. (1977): Geologische Karte von Bayern 1:25 000. Erläuterungen zum Blatt Nr. 6035, Bayreuth. Mit Beiträgen von K. BADER, T. DIEZ, H. FRANK, G. SCHNEIDER & R. STREIT. – Bayerisches Geologisches Landesamt, München.
- FARRAR, D. R. (1985): Independent fern gametophytes in the wild. – *Proc. Roy. Soc. Edinburgh* **86 B**: 361-369.
- FARRAR, D. R. (1990): Species and evolution in asexually reproducing independent fern gametophytes. – *Syst. Bot.* **15**: 98-111.
- FARRAR, D. R. (1992): *Trichomanes intricatum*: The independent *Trichomanes* gametophyte in the Eastern United States. – *Amer. Fern J.* **82** (2): 68-74.
- FARRAR, D. R. & J. T. MICKEL (1991): *Vittaria appalachiana*: A name for the „Apalachian Gametophyte“ *Amer. Fern J.* **81** (3): 69-75.
- FIRBAS, F. (1924): Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. (Ansiedlung und Lebensverhältnisse der Gefäßpflanzen in der Felsflur des Rollbergs in Nordböhmen.). – *Beih. Bot. Centralbl.* **40** (3): 253-409.
- HERTEL, E. (1974): Epilithische Moose und Moosgesellschaften im nordöstlichen Bayern. – *Beih. Ber. Naturwiss. Ges. Bayreuth* **1**: 1-489, Tab. 1-32.

- HOFFMANN, D. (1970): Erläuterungen zur geologische Karte von Bayern 1:25 000. Blatt Nr. 5831, Seßlach. Mit Beiträgen von K. BADER, K. BERGER, R. STREIT & O. WITTMANN. – Bayerisches Geologisches Landesamt, München.
- HUCK, S. (im Druck): Die Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (*Hymenophyllaceae*) in Hessen – Hess. Flor. Br. 46.
- KESSLER, G. (1973): Sedimentgeologische Untersuchungen im oberfränkischen Rhätolias. – Erlanger Geol. Abh. 93: 1-60, Taf. 1-10.
- KIRSCH, H. & H. W. BENNERT (1996): Erstnachweis von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (*Hymenophyllaceae*) in Bayern. – Nachr. Naturwiss. Mus. Aschaffenburg 103: 119-133.
- KRAMER, K. U., J. J. SCHNELLER & E. WOLLENWEBER (1995): Farne und Farnverwandte. Morphologie – Systematik – Biologie. – Thieme, Stuttgart, New York.
- JALAS, J. & J. SUOMINEN (eds.) (1972): Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol. 1: Pteridophyta (*Psilotaceae* to *Azollaceae*). – The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.
- KORNECK, D., M. SCHNITTLER & I. VOLLMER (1996): Rote Liste der Farn- und Blütenpflanzen (Pteridophyta et Spermatophyta) Deutschlands. – Schr.Reihe Vegetationskde. 28: 21-187.
- MEIEROTT, L. (1994): Flora der Haßberge und des Grabfeldes – Neue Flora von Schweinfurt. Unter Mitarbeit von O. ELSNER, H. SCHELLER & I. BLUM (†). – Unveröff. Zwischen Ausdruck, Würzburg, Nassach.
- METTENIUS, G. (1864): Ueber die Hymenophyllaceae. – Abh. Königl. Sächs. Ges. Wiss. 7: 401-501.
- PAGE, C. N. (1988): Ferns. Their habitats in the British and Irish Landscape. – Collins, London.
- PIGNATTI, S. (1982): Flora d' Italia. Vol. I. – Edagricole, Bologna.
- PRELLI, R. & M. BOUDRIE (1992): Atlas écologique des fougères et plantes alliées. – Lechevalier, Paris.
- RASBACH, H., K. RASBACH & C. JÉRÔME (1993): Über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (*Hymenophyllaceae*) in den Vogesen (Frankreich) und dem benachbarten Deutschland. – *Carolinae* 51: 51-52.
- RASBACH, H., K. RASBACH & C. JÉRÔME (1995): Weitere Beobachtungen über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland. – *Carolinae* 53: 21-32, Taf. 1-2.
- RUMSEY, F. J., C. A. RAINE & E. SHEFFIELD (1992): The reproductive capability of „independent“ *Trichomanes* gametophytes. – In: IDE, J. M., A. C. JERMY & A. M. PAUL (eds): Fern horticulture: past, present and future perspectives: 299-304. Intercept, Andover.
- RUMSEY, F. J. & E. SHEFFIELD (1990): British filmy-fern gametophytes. – *Pteridologist* 2 (1): 40-42.
- RUTTE, E. & N. WILCZEWSKI (1983): Sammlung geologischer Führer. Bd. 74: Mainfranken und Rhön (2. Aufl.). – Borntraeger, Berlin, Stuttgart.
- SCHNITTLER, M., G. LUDWIG, P. PRETSCHER & P. BOYE (1994): Konzeption der Roten Listen der in Deutschland gefährdeten Tier- und Pflanzenarten – unter Berücksichtigung der neuen internationalen Kategorien. – *Natur u. Landschaft* 69 (10): 451-459.
- SCHRÖDER, B. (1976): Geologische Karte von Bayern 1:25 000. Erläuterungen zum Blatt Nr. 5829, Hofheim in Ufr. – Bayerisches Geologisches Landesamt, München.
- SCHUSTER, M. (1925): Erläuterungen zur geologischen Karte von Bayern 1:25 000, Blatt Gräfenhof, Nr. 64. Mit Beiträgen von F. HEIM, H. NIKLAS & A. HUBER. – Bayerisches Oberbergamt, München.
- VOGEL, J. C., S. JESSEN, M. GIBBY, A. C. JERMY & L. ELLIS (1993): Gametophytes of *Trichomanes speciosum* (*Hymenophyllaceae*: Pteridophyta) in Central Europe. – *Fern Gaz.* 14 (6): 227-232.

Anschriften der Verfasser:

Karsten Horn
Am Färberhof 6
D-91052 Erlangen

Otto Elsner
Institut für Vegetationskunde und Landschaftsökologie
Georg-Eger-Straße 1b
D-91334 Hemhofen/Zeckern

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Bericht der naturforschenden Gesellschaft Bamberg](#)

Jahr/Year: 1996

Band/Volume: [71](#)

Autor(en)/Author(s): Horn Karsten, Elaner Otto

Artikel/Article: [Neufunde von Gametophyten des Hautfarns, *Trichomanes speciosum* WILLD. \(Hymenophyllaceae\) in Unter- und Oberfranken 53-68](#)