©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

HELGA RASBACH, KURT RASBACH & CLAUDE JÉRÔME

Weitere Beobachtungen über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland

Kurzfassung

Die im Frühjahr 1993 begonnenen Feldbeobachtungen an Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland wurden fortgeführt und über diese Gebiete hinaus ausgedehnt. Die Morphologie der Gametophyten (Prothallien) wurde von vielen Fundorten untersucht; in allen Proben fanden sich gleiche morphologische Elemente. Die Gametophyten bestehen aus sich verzweigenden Zellfäden, an denen einzellige Gemmiphore gebildet werden, die ihrerseits Brutkörper (Gemmen) ausbilden. Die Brutkörper trennen sich ab und wachsen zu neuen Pflanzen aus. Auf diese Weise können sich die Prothallien unbegrenzt vermehren. In vier Regionen (Vogesen, Eifel, Luxemburg, Ardennen) wurden auch Antheridien gefunden, in zwei Regionen (Vogesen, Eifel) Archegonien festgestellt. An einem besonders begünstigten Wuchsort und auf einer sehr begrenzten Fläche in den Vogesen konnten innerhalb von 17 Monaten 15 sehr kleine Sporophyten gefunden werden. Die Gametophyten und die kleinen Sporophyten wurden mit Material von den Kanarischen Inseln (Tenerife, La Palma) verglichen, wobei sich volle Übereinstimmung in allen morphologischen Merkmalen ergab. – Die Standorte von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten sind silikatische Gesteine unterschiedlichen Alters mit wasserdurchlässigen Schichten in Höhlen, tiefen Spalten und unter Felsüberhängen, wo den weichen Polstern der Prothallien ein beständiger Zustrom von Sickerwasser und Luftfeuchtigkeit zur Verfügung stehen. An diesen lichtarmen Orten bildet *Trichomanes speciosum* eine artenarme Spezialistengesellschaft, die als reliktisch angesehen wird. Die heutigen Klimabedingungen lassen die Entwicklung reifer Sporophyten nicht mehr zu; die Prothallien hingegen überdauern an ihren Spezial-Standorten ohne Konkurrenz und mit Hilfe vegetativer Vermehrung. Es werden neue Fundorte für Mitteleuropa mitgeteilt. Die Art *Trichomanes speciosum* sollte, wie in Frankreich, auch in Deutschland zu den geschützten Arten gestellt werden.

Summary

Further observations on the occurrence of the fern *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in the Vosges and the adjacent Germany

Field studies of prothallia of the filmy fern *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) which we have started in 1993 in the Vosges and adjacent parts of Germany have been continued covering a more ample area. The morphology of the gametophytes (= prothallia) from numerous localities were studied; in all samples the same morphological elements were observed. The gametophytes are entirely filamentous, much branched and bear unicellular gemmifers giving rise to brood bodies (gemmae). These are shed and produce new gametophytic colonies vegetatively. Thus, prothallia are capable of reproducing indefinetely. In four areas (Vosges, Eifel, Luxemburg, Ardennes) antheridia, and in two of these (Vosges, Eifel) archegonia were discovered. In a very favourable habitat in the Vosges 15 very small sporophytes covering a very limited area were found within a period of 17 months. Both, the gametophytes and the small sporophytes were compared with plant material from the Canary Islands (Tenerife, La Palma) showing total congruency in all morphological characters. – The habitats of the gametophytes of *Trichomanes speciosum* are silicious rocks of very different age with permeable layers found in caves, deep crevices and under overhanging rocks where the soft cushions of prothallia derive benefit from the continuously percolating water and the high air humidity. In these dim places *Trichomanes speciosum* forms highly specialized communities poor in species which can regarded as relicts. The present climate is no longer suitable for the development of mature sporophytes, prothallia, however persist by reproducing vegetatively in their specialized habitats suffering barely from any competition. New localities from Central Europe are reported; in the Vosges the fern is especially well represented. We propose that in Germany, like in France, *Trichomanes speciosum* should be included in the list of protected species.

Résumé

Additions à la découverte dans le massif vosgien et la proche Allemagne de la fougère *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae)

Les observations des prothalles de la fougère *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae), faites sur le terrain à partir du printemps 1993, à la fois dans le massif vosgien et dans la proche Allemagne, ont été poursuivies depuis lors et le territoire prospecté étendu. La morphologie de ces prothalles ou gamétophytes, recueillis en des endroits très divers, a été approfondie; les échantillons examinés ont tous présenté les mêmes caractéristiques configurales. Les gamétophytes se composent de filaments cellulaires pouvant se ramifier et présentant de place en place des propagènes unicellulaires donnant naissance, à leur tour, à des gemmes ou ébauches de futurs filaments. Ces derniers se détachent et continuent à pousser en tant que nouvelle plante indépendante. De cette façon, les prothalles sont capables de se multiplier indéfiniment. Dans quatre régions (Vosges, Eifel, Luxembourg et Ardennes) furent également trouvées des anthéridies, et dans deux (Vosges et Eifel), des archégones. Dans l' un des biotopes plus particulièrement favorable, sur une surface très réduite, il nous a été donné de trouver 15 sporophytes de petite taille en l' espace de 17 mois. Les gamétophytes et les sporophytes ainsi récoltés ont été comparés à des échantillons pro-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

venant des îles de La Palma et de Tenerife (archipel des Canaries). Cette confrontation a confirmé en tous points nos observations locales et la similitude de l' espèce. Les gamétophytes de *Trichomanes speciosum* se rencontrent sur des roches siliceuses d' âge varié, mais toutes perméables, dans des grottes, des entailles profondes au fond de surplombs, où le feutrage des prothalles trouve à la fois un approvisionnement en eau continu et régulier, et une atmosphère humide. Dans ces biotopes de faible luminosité, *Trichomanes speciosum* forme une association végétale très spécialisée pouvant être considérée comme relictuelle. Pour l' épanouissement des sporophytes fertiles les conditions climatiques actuelles ne sont plus suffisantes; par contre les prothalles continuent à se reproduire grâce au manque de concurrence et au moyen de la multiplication végétative. Des stations nouvelles pour l' Europe continentale sont communiquées, bien que ce soit dans le massif vosgien que la plupart des échantillons aient été observés. En Allemagne, l'espèce *Trichomanes speciosum* mériterait d' être protégée par la loi comme c' est déjà le cas en France.

Autoren
Dipl.-Biol. HELGA & Dr. KURT RASBACH, Dätscherstr. 23,
D- 79286 Glottertal;
CLAUDE JÉRÔME, Kroettengass 1, F- 67560 Rosheim.
Alle Fotografien und Zeichnungen von
HELGA und KURT RASBACH (1993 bis 1995).

1. Einleitung

Die Farne zeigen einen sehr deutlichen Generationswechsel, bei dem der diploide Sporophyt, die „Farnpflanze", im allgemeinen dominiert. Der haploide Gametophyt, das Prothallium, ist nur sehr klein und in den meisten Fällen kurzlebig. An den Prothallien werden die Gametangien, das sind Antheridien und Archegonien gebildet. In den Antheridien entwickeln sich eine größere Zahl von Spermatozoiden, in den Archegonien je eine Eizelle. Wird die Eizelle durch ein Spermatozoid befruchtet, wächst eine neue Farnpflanze, der Sporophyt, heran. Bei den in Mitteleuropa weit verbreiteten Farnen der Gattungen *Asplenium*, *Athyrium*, *Dryopteris* u. a. haben die Gametophyten eine etwa herzförmige Gestalt und können an den Thallus von Lebermoosen erinnern (Taf. 1). Im Gegensatz dazu gibt es bei tropisch verbreiteten Farn-Familien auch fadenförmige Prothallien, die sich reich verzweigen können (Taf. 1). *Trichomanes speciosum* WILLD., die einzige in Europa und auf den Atlantischen Inseln verbreitete Art dieser in den Tropen artenreichen Gattung aus der Familie der Hymenophyllaceae, bildet solche fadenförmigen Prothallien aus. *Trichomanes speciosum* ist eine extrem ozeanisch verbreitete und überall seltene Art. In Europa ist der Farn in Süd-Spanien, den West-Pyrenäen, in der Bretagne, in den Apuanischen Alpen, in Irland und England bekannt (DERRICK et al. 1987; TUTIN et al. 1993). Der Farn wächst nahe Wasserfällen, zwischen wasserdurchrieselten Moospolstern, benötigt hohe Luftfeuchtigkeit und ausgeglichene Temperaturen. Auf den Atlantischen Inseln ist der Farn in der montanen Lorbeerwald-Stufe anzutreffen und bildet bis zu 40 cm lange fertile Wedel aus; der Farn wächst dort teils epilithisch, teils epiphytisch (Abb. 1).

FARRAR (1985) hat in Nordamerika Gametophyten der Gattung *Trichomanes* und der ebenfalls tropisch verbreiteten Gattung *Vittaria* auch an Orten entdeckt, an denen keine Sporophyten vorkamen. FARRAR bezeichnete diese Populationen als „independent gametophytes". Darüber hinaus wurden Gametophyten-Kolonien gefunden, von denen bisher dazugehörige Sporophyten nicht bekannt sind. Aufgrund dieser Funde wurden in Nordamerika zwei neue Arten beschrieben, lediglich auf der Basis von morphologischen und isoenzym-elektrophoretischen Befunden, die an den Gametophyten erhalten wurden: *Trichomanes intricatum* (FARRAR 1992) und *Vittaria appalachiana* (FARRAR & MICKEL 1991).

Die Arbeit von FARRAR (1985) war Anlaß, nach „independent" Gametophyten von *Trichomanes speciosum* in Europa zu suchen. RUMSEY et al. (1990) haben erstmals über Gametophyten-Kolonien aus England berichtet, PRELLI & BOUDRIE (1992) teilen Vorkommen von Gametophyten-Populationen in der Bretagne mit. Schließlich wurden am 25.4.1993 von C. JERMY, H. RASBACH, K. RASBACH und R. VIANE in Luxemburg, erstmals für Mitteleuropa, *Trichomanes*-Gametophyten festgestellt (RASBACH et al. 1993). Weitere Funde wurden in den Vogesen und der Pfalz (RASBACH et al. 1993), im Elbsandsteingebirge (VOGEL et al. 1993), in Nordrhein-Westfalen (BENNERT et al. 1994) und im Regierungsbezirk Trier (BUJNOCH & KOTTKE 1994) gemacht. Im Jahr 1994 wurden *Trichomanes*-Gametopyhten in den Ardennen durch R. VIANE (unveröffentl.) und im Saarland und Hunsrück durch U. KOTTKE (unveröffentl.) nachgewiesen.

Aufgrund der Feldbeobachtungen war ersichtlich, daß die Standortsbedingungen für das Vorkommen von *Trichomanes*-Gametophyten in den Vogesen besonders günstig sind. Infolgedessen wurde nach besonders reichen Populationen gesucht, um Gametangien und möglicherweise auch Sporophyten ausfindig zu machen.

2. Material und Methoden

In den Untersuchungsgebieten wurden mit Hilfe der Topographischen Karten 1: 25000 des Institut geographique national (Frankreich), des Landesvermessungsamtes Rheinland-Pfalz (Deutschland einschl. „Luxemburgische Schweiz") und der Carte Topographique de Belgique (Belgien) die Felsen entsprechend der Signaturen an sehr vielen Stellen aufgesucht. Da die Gametophyten nur an sehr lichtarmen Orten wachsen, mußte die Suche mit Taschenlampen durchgeführt werden. Bei sehr kleinen Populationen wurde keine Probe entnommen; es wurde lediglich an Ort und Stelle die Bestimmung mit Handlupe durchgeführt. Details in Millimeter-Bereichen wurden am Standort bei 15facher Vergrößerung beobachtet. Bei

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

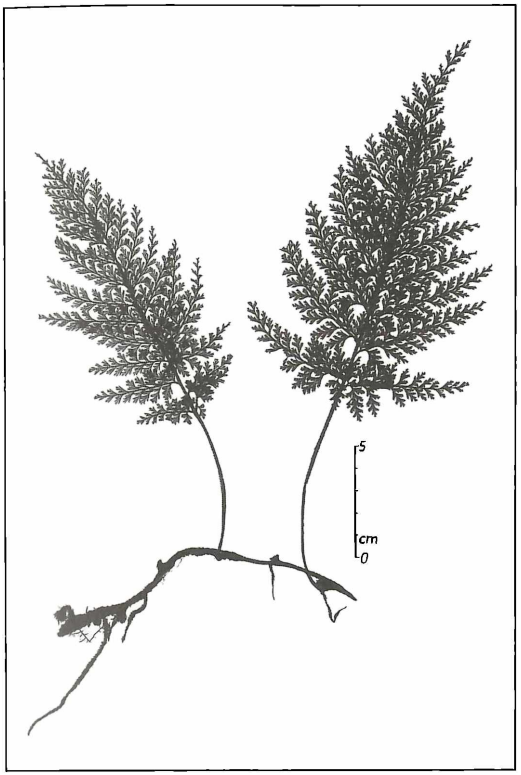


Abbildung 1. Silhouette einer ausgewachsenen Pflanze von *Trichomanes speciosum* von den Azoren (Insel Pico).

reichlichen Vorkommen wurden etwa ein bis zwei cm³ Material mit einer Pinzette entnommen und sofort in ein etwa 7 cm³ fassendes Rundrandgläschen mit Kunststoffdeckel gebracht und außen mit einem Etikett (Fundort, Datum) versehen. In den meisten Fällen wurde kein Wassertropfen zugesetzt, da die Luftfeuchtigkeit in dem geschlossenen Gefäß durch das Material selber hoch genug war. Bei der Entnahme mit Pinzette blieb das Material locker, und es gelangten auch Teilchen des Substrates mit in das Gefäß. Waren die Gefäße an ihrer Innenseite durch Feuchtigkeit beschlagen, blieb das Material über ein Jahr lang lebend. Bei Trockenheit oder bei zuviel Nässe starben die Pflanzen in kurzer Zeit ab.
Zur Untersuchung der Gametophyten wurden für ein Präparat maximal 2 mm³ große Stückchen auf einen Objektträger in einen Wassertropfen gebracht und unter dem Stereomikroskop mit zwei Präpariernadeln vorsichtig auseinander präpariert. Da die Filamente teilweise lang und verzweigt sind, ist hierbei Sorgfalt nötig, um ein Zerreißen möglichst zu vermeiden. Von jeder gesammelten Probe konnten jeweils nur kleine Teile genau untersucht werden, das restliche Material verblieb unverändert bei Zimmertemperatur in den Glasgefäßen zur weiteren Beobachtung. Für gelegentliche Temperaturmessungen im Feld wurde ein Electronic Thermometer (Genauigkeit 0,3 °C) verwendet. Ökologische Untersuchungen am Standort wurden nicht gemacht, da die Einrichtung von Dauermeßstellen nicht möglich war.

3. Ergebnisse

3.1 Morphologie

3.1.1 Gametophyten (= Prothallien)

Schon lange ist bekannt, daß die Gametopyhten der Gattung *Trichomanes* aus fadenförmigen Zellreihen bestehen (METTENIUS 1864). Die Zellen sind mit grünen Chloroplasten angefüllt und erinnern an Grünalgen oder an Moos-Protonemen. Sie besitzen hellbraune, einzellige, gelegentlich verzweigte Rhizoiden und bilden kleine sockelartige Zellen aus, die als Gemmiphore bezeichnet werden (Abb. 2). An diesen entstehen Brutkörper (Gemmen), die von der Ansatzstelle aus nach beiden Seiten auswachsen und aus bis zu 20 Zellen aufgebaut sind. Bereits im Stadium von fünf bis sieben Zellen können sich die Gemmen von den Gemmiphoren ablösen; die Abbruchstelle bleibt zunächst deutlich sichtbar. An den Gemmen wachsen wiederum Rhizoiden; damit ist eine neue Pflanze entstanden. Durch Verzweigung der Zellfäden und durch die beschriebene Bildung von Brutkörpern können sich die Prothallien von *Trichomanes speciosum* vegetativ unbegrenzt vermehren, ohne daß die Sporo-

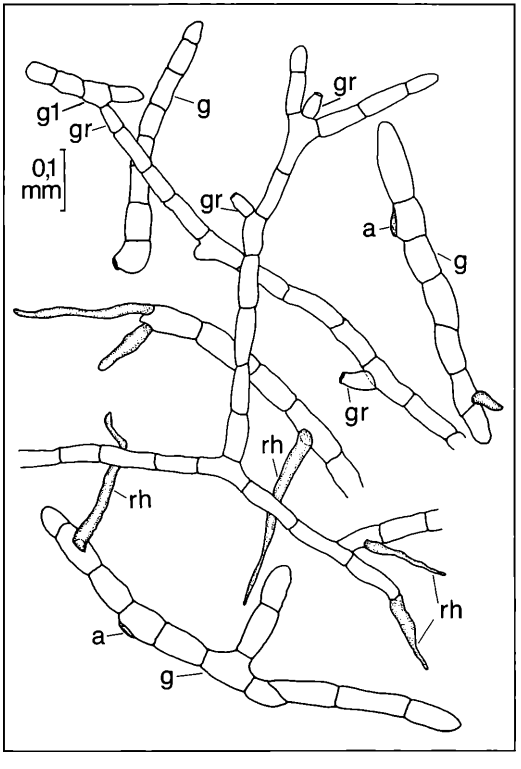


Abbildung 2. Gametophyten-Filamente von *Trichomanes speciosum* (Chloroplasten nicht gezeichnet). gr = Gemmiphor; g = Gemma; a = Abbruchstelle an den Gemmen; g1 = Gemma, das noch am Gemmiphor ansitzt; rh = Rhizoiden (Original).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

phyten-Generation ausgebildet sein muß. Je nach standörtlichen Bedingungen bilden sich kleine oder größere, weiche und lockere Polster von Gametophyten-Kolonien. Oft sind diese in länglichen Polstern angeordnet, welche in Reihen hintereinander – etwa an der Decke einer Höhle – einige Millimeter vom Substrat abstehen und sich zum Licht hinwenden. Wie lange die einzelnen Zellfäden leben, konnte im Feld nicht festgestellt werden; hingegen sieht man, daß die

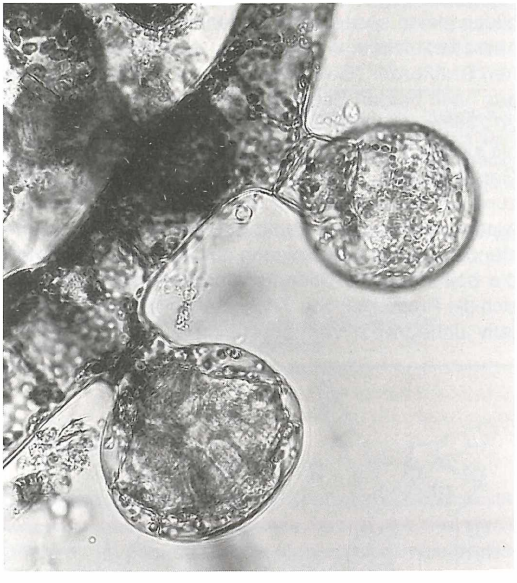


Abbildung 3. Zwei Antheridien an einem Prothallium-Faden.

Abbildung 4. Spermatozoiden, die aus einem Antheridium (u. li.) austreten. Man erkennt einen sichelförmigen Kern, einen blasenförmigen Plasmarest und Geißeln.

absterbenden Filamente sich braun verfärben. In kleinen, kissenartigen Stücken bis zu 5 cm Größe fallen diese von der Felsoberfläche ab. Die frei werdenden Plätze werden von neuen Filamenten besiedelt, wenn keine konkurrierenden anderen Pflanzen vorhanden sind. Mit den Rhizoiden haften die Zellfäden am Substrat. In allen untersuchten Proben wurden gleiche morphologische Elemente festgestellt. GOEBEL (1930), STOKEY (1948), NAYAR & KAUR (1971) und FARRAR & WAGNER (1968) haben bei anderen Arten aus der *Trichomanes*-Gruppe doppelreihige Zellfäden und blattartige Gametophyten-Auswüchse beobachtet; RUMSEY et al. (1992) beobachteten bei kultivierten Gametophyten von *Trichomanes speciosum* einen blattartigen Zellkomplex an Gametophyten-Gewebe. In den in Mitteleuropa im Feld gesammelten und untersuchten Gametophyten-Proben wurden keine derartigen Strukturen beobachtet, die an Sporophyten erinnern und auf Apomixis hindeuten könnten.
Von den bis über ein Jahr lang aufbewahrten Gametophyten wurden nach einigen Wochen oder Monaten Proben entnommen. In den Glasgefäßen waren die Gametophyten teilweise langsam weitergewachsen. Teile des Substrats, das beim Sammeln mitgenommen wurde, waren in Form feinster Partikel mit den Filamenten mitgezogen worden. Die Chloroplasten in den Zellen zeigten weniger Chlorophyll, und die Rhizoiden waren heller in der Farbe, was u. a. auf veränderten Lichtgenuß und weniger Nährstoffzufuhr zurückgeführt werden kann. Es fanden sich keine Veränderungen der morphologischen Merkmale.

3.1.2 Antheridien und Archegonien

RASBACH et al. (1993) beobachteten an einem Fundort in den Vogesen Gametangien, d. h. Antheridien und Archegonien. Bei weiteren Untersuchungen im Feld wurde besonders nach diesen Organen gesucht. Die Antheridien entstehen einzeln an einer Zelle des Gametophyten (Abb. 3). Die größte Zahl von Antheridien wurde in einer Höhle in den Vogesen beobachtet, wo am 31.7.1993 in einem Präparat unter einem Deckglas von 24 x 50 mm Größe 70 Antheridien gezählt wurden. In einem Fall wurde ein sich öffnendes Antheridium beobachtet, aus dem die sich bewegenden Spermatozoiden austraten (Abb. 4).
In folgenden Regionen wurden Antheridien beobachtet:

Region	Datum	Anzahl der Fundorte
Vogesen	28./31.7.93; 1.11.93; 18.11.93; 3.8.94	3
Eifel	20.10.93	1
Luxemburg	20.10.93	1
Ardennen	30.3.94	1

Die Archegonien sind viel komplizierter gebaut als die Antheridien (GOEBEL 1930, STOKEY 1948). An einer

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Zelle des Gametophyten sitzt ein Archegoniophor mit einer breiten Stielzelle (Abb. 5). Die Archegoniophore sind Zellkörper, an denen einzelne oder mehrere Archegonien entstehen können (GOEBEL 1930; RUMSEY et al. 1991). Im untersuchten Material aus den Vogesen und der Eifel konnten bis zu 7 Archegonien in unterschiedlichem Reifegrad an einem Archegoniophor gefunden werden. Wird die Eizelle in einem Archegonium nicht befruchtet, so vertrocknet dieses. Bis in den November hinein und noch im Januar des folgenden Jahres konnten Reste von Archegonien erhalten sein. Archegonien wurden seltener gefunden als Antheridien und zwar in den folgenden Regionen:

Region	Datum	Anzahl der Fundorte
Vogesen	28./31.7.93; 6.11.93; 6.1.94; 3.8.94	1
Eifel	20.10.93	1

Über eine jahreszeitliche Rhythmik der Gametangien-Bildung kann nach den bisherigen Beobachtungen nichts ausgesagt werden; dafür wären regelmäßige Kontrollen im Feld nötig.

3.1.3 Sporophyten

In einer Höhle in den Vogesen, in der die meisten Antheridien und Archegonien entwickelt waren, konnten erstmals am 28.7.1993 kleine Sporophyten entdeckt werden (RASBACH et al. 1993). Die Sporophyten kamen als winzige, nur wenige Millimeter lange Blättchen aus dem Geflecht der Gametophyten hervor (Abb. 6). Bis Februar 1995 waren einige der Blättchen eingegangen, andere hatten sich neu entwickelt. Insgesamt konnten im Zeitraum von 17 Monaten 15 Sporophyten beobachtet werden, alle wuchsen auf einer dicht mit Gametophyten bedeckten Fläche von etwa 30 x 40 cm Größe, und diese Fläche war dieselbe, in deren Proben die meisten Antheridien und Archegonien gesehen wurden (s. oben). Der größte Sporophyt hatte am 6.11.1993 drei Blätter entwickelt, von denen das mittlere das kleinste war; das größte war etwa 8 mm lang (Abb. 7a). Dieselbe Pflanze wurde bis Februar 1995 beobachtet; am 18.2.1995 war das mittlere Blatt mit 12 mm am größten, während das rechte Blatt am absterben war (Abb. 7b). Der größte Zuwachs des mittleren Blattes erfolgte im Winter 1993/94! Vier der kleinen Sporophyten wurden während des genannten Zeitraums entnommen, um die Morphologie genau zu studieren. Der Blattgrund ist verdickt und bildet (bei Vorhandensein von nur einem Blatt) den Beginn eines Rhizoms, das bereits durch einen Höcker ein weiteres Auswachsen erkennen läßt. An diesem Rhizom sitzen lange uniseriate, braune Haare an, die aus sehr langen Zellen mit gelegentlichen Querwänden bestehen (Abb. 8). Diese Haare entsprechen denjenigen von ausgewachsenen Pflanzen, die auf den Azoren gesammelt wurden. Wurzeln mit entsprechender Anatomie wurden nicht beobachtet. Aus dem Blattgrund entwickelt sich ein Blattstiel und eine aus einer Zellschicht bestehende Blattspreite. In der Mitte des Blattes deutet sich Leitgewebe an. Auf dem Leitgewebe können einige zwei- bis dreizellige Haare sitzen, wie sie auch bei ausgewachsenen Sporophyten zu sehen sind. Am Blattrand nahe des Stiels entstehen gelegentlich, von einer Randzelle ausgehend, einzellige braune Haare, die denjenigen am Rhizom ähneln. An zwei der vier untersuchten Sporophyten konnten Reste von archegonialem Gewebe erkannt werden, und in einem Fall war die Verbindung vom Gametophyten über archegoniale Gewebereste zum Sporophyten gut zu analysieren (Abb. 9). Für diese Fälle kann angenommen werden, daß die Sporophyten sexuell entstanden sind. An keinem der untersuchten Sporophyten wurden morphologische Elemente festgestellt, die dem Gametophyten entsprechen, wie es RUMSEY et al. (1992) beobachtet haben.

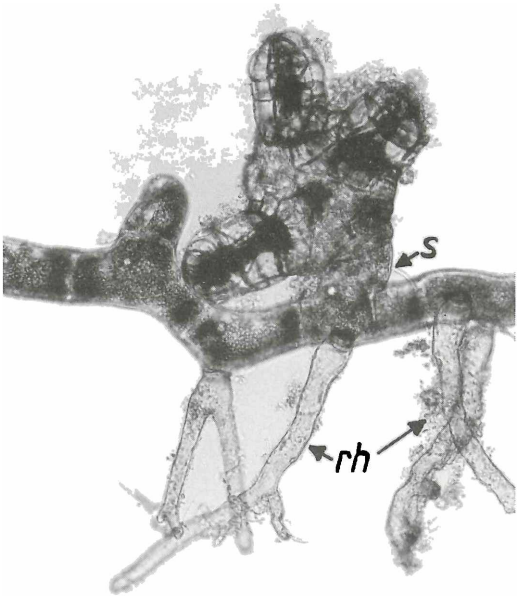


Abbildung 5. Archegoniophor mit drei Archegonien an einem Prothallium-Faden; s = Stielzelle; rh = Rhizoiden.

4. Vergleich der Gametophyten und Sporophyten mit Pflanzen von den Kanarischen Inseln

Einer von uns (C. J.) konnte im Februar 1994, gemeinsam mit Dr. G. SCHULZE, Wuchsorte von *Trichomanes speciosum* auf den Kanarischen Inseln (Tenerife und La Palma) besuchen und Gametophyten sammeln.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

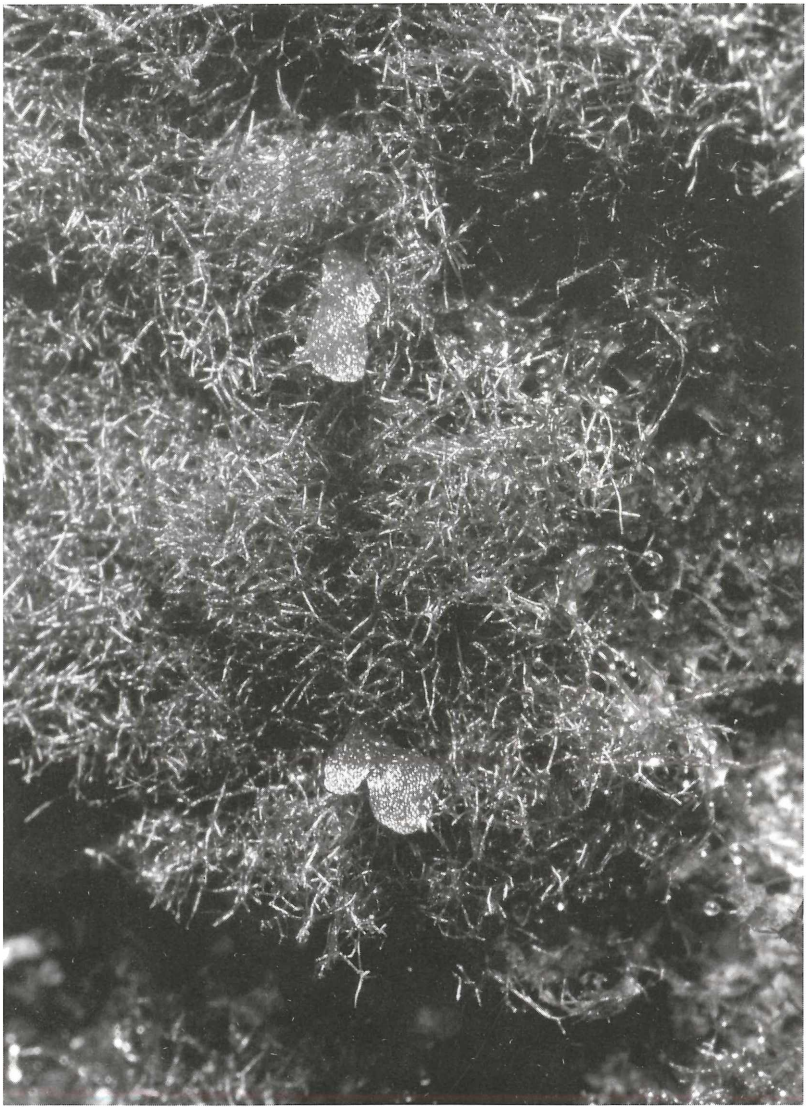


Abbildung 6. Zwei wenige Millimeter große Sporophyten wachsen aus dem Gametophyten-Polster hervor.

Trichomanes speciosum wächst dort sowohl epilithisch als auch epiphytisch und bildet reife Wedel aus. Die Gametophyten kommen nicht in reinen Populationen vor wie in den Vogesen, sondern wurden zusammen mit Sporophyten und Moosen gefunden. Die Standorte sind feucht und lichtarm und liegen in der Zone des Kanarischen Lorbeerwaldes. Neben einem kleinen Wasserfall im Anaga-Gebirge (Tenerife) wurden ein paar junge Sporophyten von *Trichomanes speciosum* aus einem Polster von Moosen gesammelt. Das „Moos"-Polster von etwa 5 x 3 x 3 cm Größe wurde in Plastik verpackt und zu Hause zerlegt. In dem Polster fanden sich mehrere Arten von Moosen (die nicht bestimmt wurden), Moos-Protonemen, Gametophyten von *Trichomanes* und 12 sehr kleine Sporophyten von *Trichomanes*. Die Sporophyten zeigten die gleichen morphologischen Merkmale wie diejenigen von dem mitteleuropäischen Fundort (Abb. 12). An einem Rhizom von 12 mm Länge saßen bereits 9 bis zu 15 mm lange Blättchen an. Die Morphologie der Gametophyten einer auf der Insel La Palma gesammelten Probe (leg. G. SCHULZE) entsprach dem Material von Tenerife und von Mitteleuropa.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Abbildung 7a. Sporophyt von *Trichomanes speciosum*, 6.11.1993.

Abbildung 7b. Gleiche Pflanze wie in 7a, 18.2.1995.

5. Die Standorte von *Trichomanes speciosum* in den Vogesen und den benachbarten Gebieten

In allen Fällen wachsen die Gametophyten von *Trichomanes* epilithisch auf sauren Gesteinen. In den Vogesen und der Pfalz sind es die mächtig ausgebildeten konglomeratischen Horizonte vorzugsweise des Mittleren Buntsandsteins. In den Vogesen fand sich auch ein Vorkommen auf rhyolitischen Gesteinen (stark kieselsäurehaltige Vulkangesteine). In Luxemburg und der Eifel wachsen die Pflanzen auf Lias-Sandstein, im Rheinischen Schiefergebirge (Nordrhein-Westfalen) (BENNERT et al. 1994) sind es devonische Schiefer, ebenfalls in den Ardennen (Neufund durch R. VIANE). Bei Merzig (Saarland) kommen die Gametophyten auf Taunusquarzit vor (Neufund durch U. KOTTKE) und im Hunsrück auf Drohntal-Schichten (Unterdevon) (Neufund U. KOTTKE). Im Elbsandsteingebirge sind es Sandsteine aus der Oberen Kreide (VOGEL et al. 1993).

Ganz besonders der Sandstein der Vogesen, wo die meisten Funde gemacht wurden, zeigt durch die unterschiedliche Härte der Schichten eine große Fülle von Erosionsformen: senkrechte, ganz besonders aber waagerechte Spalten mit bis zu vielen Metern Tiefe, Ritzen, weite Überhänge und große natürliche Höhlen. Die Einzelfelsen, die Felsgruppen und Höhlen bieten, unabhängig von den Himmelsrichtungen, Wuchsorte für die Gametophyten von *Trichomanes speciosum*. Die Abbildung 11 zeigt einen vereinfachten Längsschnitt durch eine Höhle im Buntsandstein mit einer Population von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten in

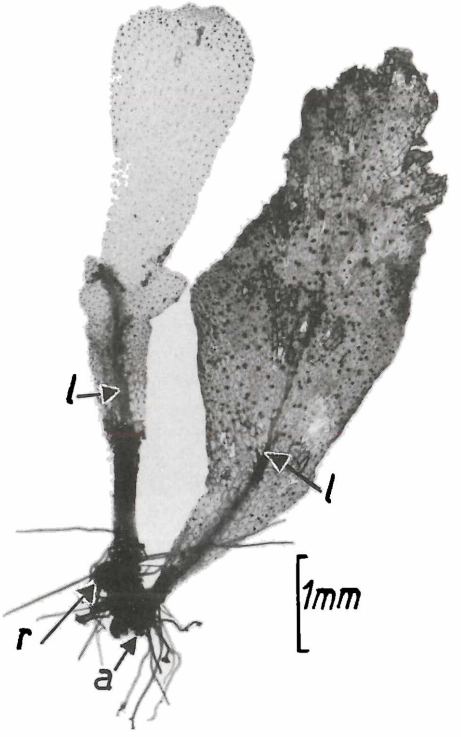


Abbildung 8. Gepreßter Sporophyt von *Trichomanes speciosum*; a = Reste von archegonialem Gewebe; r = Rhizom; l = Leitgewebe. Das rechte Blatt ist am Absterben.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

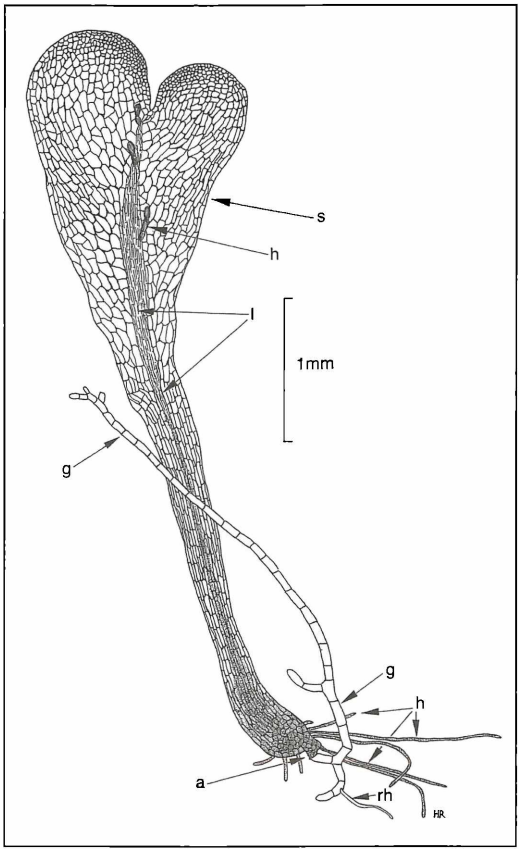


Abbildung 9. Sporophyt (s) noch in Kontakt mit dem Gametophyten (g); a = Reste von archegonialem Gewebe; h = Haare; l = Leitgewebe; rh = Rhizoid (Original).

einer Tiefe von etwa 32 Metern. Fast ausnahmslos liegen die Felsen in geschlossenen Waldgebieten und sind von weitem nur selten sichtbar. Im Wald können sie wie hoch aufragende Bastionen wirken, Flußtäler oder Talschlüsse begleitend. Auf den abgeflachten Felskronen stockt zumeist Buchen-Tannenwald, gelegentlich auch Fichtenforst. In diesen Wäldern liegt das Einzugsgebiet des in die tiefen Schichten dringenden Wassers (Abb. 12, 13, Taf. 1 u. 2). Die topographische Situation, die wasserdurchlässigen Gesteine, sei es infolge feiner Spalten oder der Porosität des Gesteins, bedingen einen ununterbrochenen Fluß von Sickerwasser, das an vielen Stellen austritt. Wenn diese Stellen außerdem nur geringe Lichtintensität erhalten, vor großen Temperaturschwankungen geschützt sind und Moose als Konkurrenten fehlen, können sich die Gametophyten von *Trichomanes speciosum* vermutlich über sehr lange Zeiträume erhalten. Sehr geringe Unterschiede im Relief der Höhlen und Spalten und auch des Lichteinfalls können deutliche Grenzen markieren, wo „noch" Gametophyten oder „schon" Moose gedeihen können.

Sind weniger waagerechte, tiefe Spalten und Höhlen vorhanden,wie z. B. im Lias-Sandstein der „Luxemburgischen Schweiz" und der West-Eifel, oder auch im schiefrigen Gestein bei La Roche-en-Ardennes (Belgien), so sind die Populationen von *Trichomanes speciosum* seltener und kleiner (Abb. 18-19). Allerdings steht eine intensive Suche in vielen Gebieten, wie dem Saarland, den Ardennen und andernorts erst am Anfang.

Es wurden nur stichprobenhaft einige Temperaturmessungen durchgeführt. Dauerbeobachtungen liegen nicht vor. Hier sollen vier Beispiele gegeben werden:

Datum und Ort	Temperatur im Polster von *Trichomanes*	Temperatur außerhalb der Höhle/ des Überhangs
18.11.93		
Höhle/Vogesen	+ 5,0 °C	- 0,5 °C
18.1.94		
Felsüberhang/Vogesen	+ 1,0 °C	- 3,0 °C
14.2.94		
Felsüberhang/Pfalz	+ 2,8 °C	- 2,0 °C
3.8.94		
Höhle/Vogesen	+ 16 °C	+ 26,0 °C

Während der warmen Jahreszeit wirken die Prothallien scheinbar trocken. Hält man jedoch ein Fließpapier daran, wird vom Papier sofort Wasser aufgesogen. Die Prothallien sind dauernd durchfeuchtet, wodurch sie eine kräftig grüne Farbe haben. Im Sommer ist die

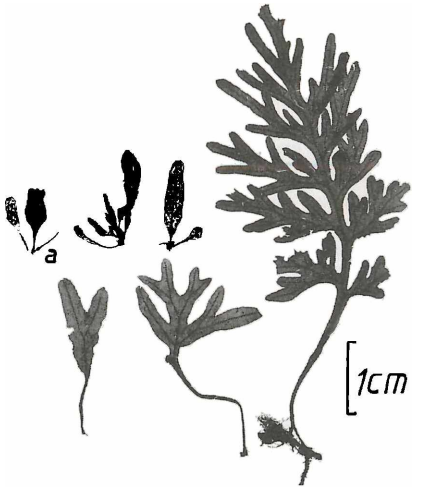


Abbildung 10. Junge Sporophyten von *Trichomanes speciosum*; a = von den Vogesen, alle anderen von Tenerife.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

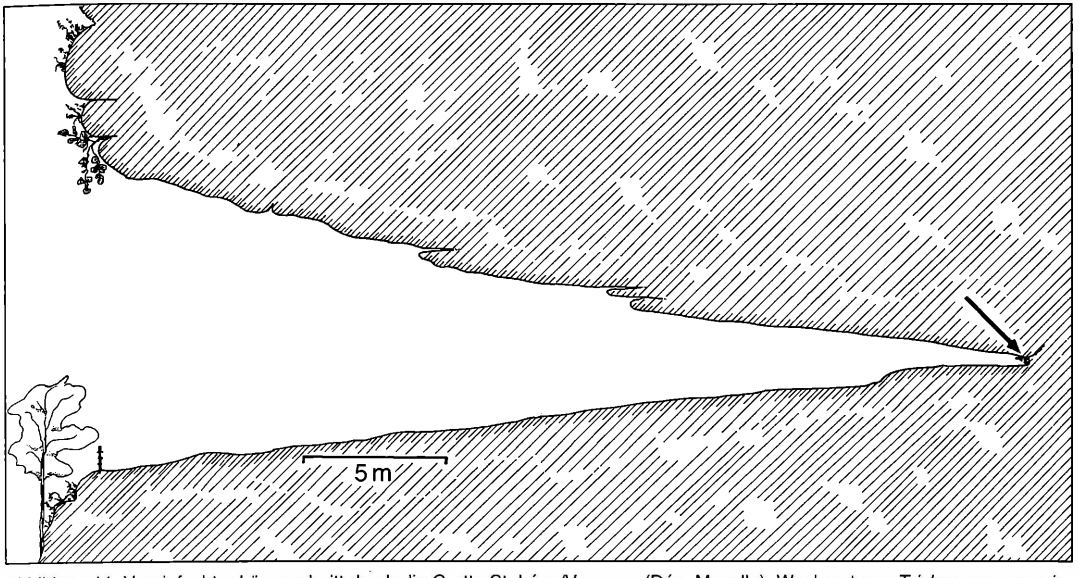


Abbildung 11. Vereinfachter Längsschnitt durch die Grotte St. Léon/Vogesen (Dép. Moselle), Wuchsort von *Trichomanes speciosum* in der Tiefe: Pfeil! (Original).

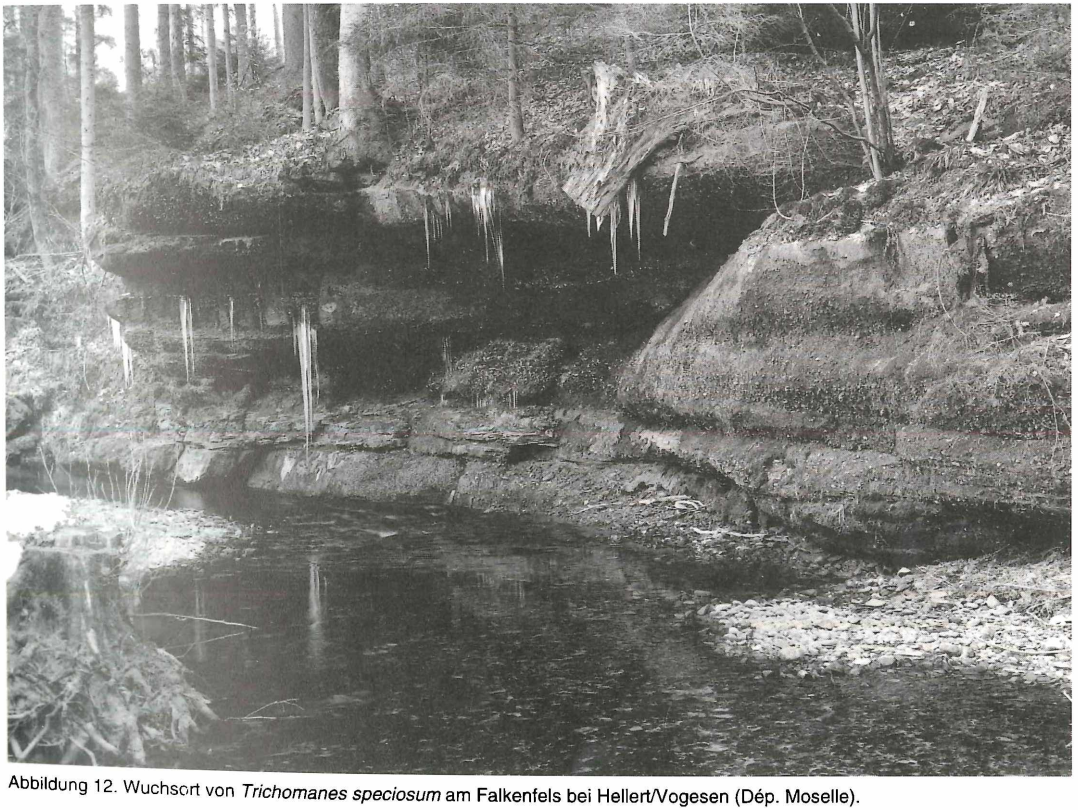


Abbildung 12. Wuchsort von *Trichomanes speciosum* am Falkenfels bei Hellert/Vogesen (Dép. Moselle).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Verdunstungskraft der Atmosphäre groß, so daß die Feuchtigkeit von den Pflanzen schnell abgegeben wird. Während des Winters, besonders an Frosttagen, wurden in den Polstern viele winzige Wassertropfen beobachtet. Da im Winter die Verdunstungskraft der Atmosphäre geringer ist als im Sommer, verteilt sich das aus dem Gestein austretende Wasser nur langsam zwischen den Fäden der Prothallien, wodurch die kleinen Tropfen entstehen. Saugt man die Tropfen mit Fließpapier ab, so sickern nach kurzer Zeit neue Tropfen nach. Das nachsickernde Wasser kommt aus tiefen Schichten des Gesteins und mildert die Temperaturen am Standort der Gametophyten. Deshalb sind die Temperaturen bei den Gametophyten im Winter höher als im Freien, im Sommer ist es umgekehrt.
Man kann vermuten, daß die Gametophyten kurzfristig auch tiefe Temperaturen vertragen, da z. B. in den Vogesen gelegentlich bis zu -20 °C Lufttemperatur gemessen werden. In einem Versuch wurde eine am 18.1.1994 (einem Frosttag) gesammelte Probe von Prothallien aus dem Fallbachtal bei Phalsbourg/Vogesen am 21.2.1994 in zwei Portionen für 14 Stunden auf feuchtem Fließpapier in Rundrandgläsern bei -16 °C gehalten und anschließend bei Zimmertemperatur aufbewahrt. In einem der Gläser war das Material nach einigen Wochen dunkelbraun und abgestorben. Im zweiten Glas zeigten sich bis Oktober 1994 einige grüne Filamente, die aus den braunen Prothallium-Fäden ausgewachsen waren, mit Rhizoiden. Die Resistenz gegen extreme Frost- und extreme Hitzeeinwirkung ist sicher jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen (siehe hierzu KAPPEN 1965). Danach könnten die grün überwinternden Prothallien von *Trichomanes speciosum* im Winter eine höhere Frostresistenz entwickeln. Damit in Einklang könnte stehen, daß der höchste Fundort, der bisher in den Vogesen entdeckt wurde, bei 680 m über NN liegt.

6. Pflanzen und Tiere, die ihren Lebensraum mit dem der Gametophyten von *Trichomanes speciosum* teilen

Pflanzliche Konkurrenten spielen fast keine Rolle. In den untersuchten Proben fanden sich gelegentlich Moos-Protonemen und Moose; diese fehlten umso mehr dort, wo die Gametophyten besondere Wüchsigkeit zeigten. In allen Proben fanden sich Diatomeen. An tierischen Begleitern waren Vertreter folgender Klassen zu beobachten: Flagellata, Rhizopoda (Amoebina, Heliocoa), Ciliata, Rotatoria, Nematoda, Tardigrada u. a. Während der Wintermonate waren viele tierische Dauerstadien zu sehen. An den Wuchsorten waren des weiteren Vertreter der Chelicerata und Diptera vorhanden (die Tiere wurden nicht näher bestimmt). Vögel brüteten gelegentlich auf Simsen und am Eingang zu Höhlen; mehrfach wurden Spuren von Klein-Säugetieren auf sandbedeckten Felssimsen gefunden. Unter Überhängen oder in kleinen Höhlen konnten Lagerplätze von Rehwild erkannt werden. Da die Gametophyten sehr schnell austrocknen und dann absterben, wenn sie von ihrem luftfeuchten Standort entfernt werden, ist eine Ausbreitung sicher nur auf sehr geringe Entfernungen möglich. Die Spinnen und die genannten Wirbeltiere könnten dabei vielleicht eine Rolle spielen.

7. Verbreitung und Häufigkeit

Bislang wurden die Gametophyten von *Trichomanes speciosum* innerhalb von Mitteleuropa in den Vogesen (Dép. Meurthe et Moselle, Moselle, Bas-Rhin und Vosges), in der Pfalz, in der Eifel (RASBACH et al. 1993), im Elbsandsteingebirge (VOGEL et al. 1993), in Nordrhein-Westfalen (BENNERT et al. 1994), im Regierungsbezirk Trier (BUJNOCH & KOTTKE 1994), in den Ardennen/Belgien (leg. R. VIANE 1994, unveröffentl.), im Saarland und im Hunsrück (leg. U. KOTTKE 2.11.94 und 20.11.94, unveröffentl.) gefunden. Über die Häufigkeit können keine quantitativen Angaben gemacht werden. Für die Vogesen, die Pfalz, die West-Eifel und Luxemburg wird die Häufigkeit hier als „Anzahl der Gametophyten-Kolonien" angegeben, wobei der Mindestabstand zwischen zwei Kolonien 10 m betragen muß, damit diese als getrennte Vorkommen gezählt werden. Danach wurden von den Autoren dieser Arbeit in den Vogesen 215 Kolonien von *Trichomanes speciosum* festgestellt, in der Pfalz 6, in der West-Eifel 6 und in Luxemburg 4. In den Vogesen wurden die größten Populationen gefunden von bis zu mehreren Quadratmeter lückig wachsender Polster.
Am 20. April 1995 wurde eine Kolonie von Gametophyten am Quarzriff von Badenweiler (Südschwarzwald, Baden-Württemberg, MTB 8212 NW) in ca. 600 m Höhe festgestellt.

8. Diskussion

Nach der vorliegenden Literatur (FARRAR & WAGNER 1968; FARRAR 1985; RUMSEY et al. 1991, 1992; RASBACH et al. 1993; VOGEL et al. 1993) und nach den neuen Beobachtungen kann das Vorkommen der unabhängig von sporenbildenden Sporophyten wachsenden Gametophyten-Kolonien von *Trichomanes speciosum* als reliktisch angesehen werden. Die Gametophyten besiedeln Standorte mit speziellem Mikroklima, wo sie fast ohne Konkurrenz wachsen; sie stellen eine alte, artenarme Spezialistengesellschaft dar (WILMANNS 1994). Die Standortsbedingungen sind für das Gedeihen von Gametophyten noch ausreichend, aber nicht mehr für die Ausbildung fertiler Sporophyten. Die kleinen Sporophyten entwickeln sich nicht

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

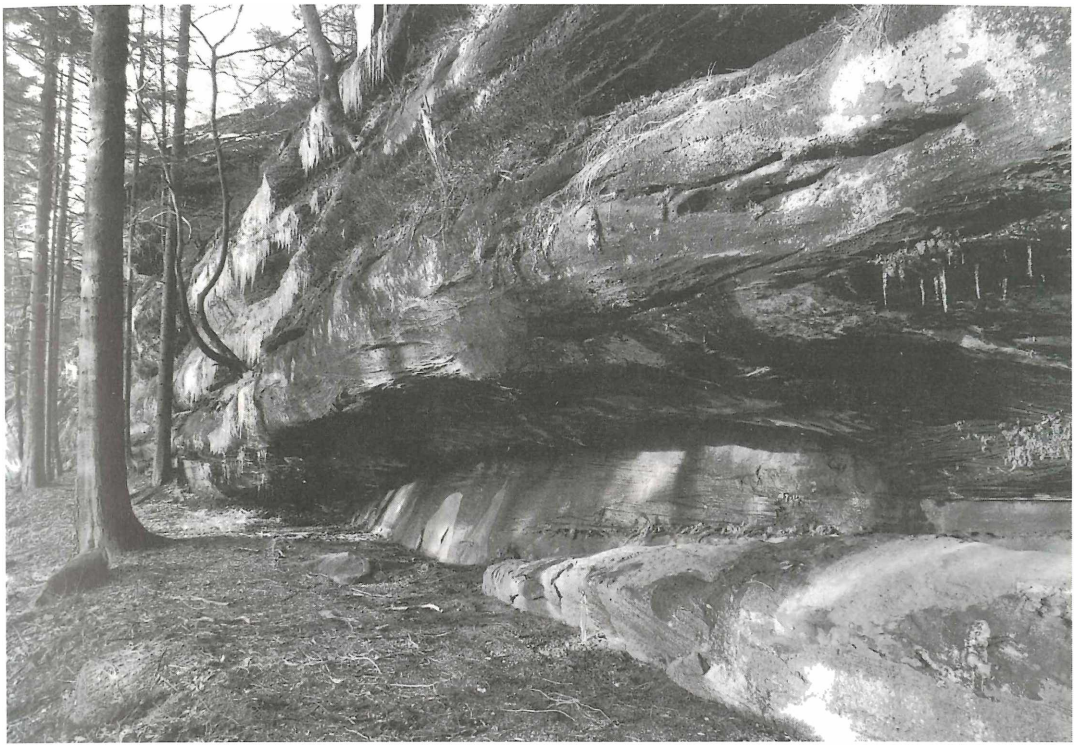


Abbildung 13. Wuchsort von *Trichomanes speciosum* an der Grotte Baldur bei Dabo (Dép. Moselle).

mehr weiter, wenn sie über das schützende, permanent feuchte Gametophyten-Polster hinauswachsen und dabei größeren Schwankungen bezüglich Temperatur und Luftfeuchtigkeit ausgesetzt werden. Wie zu beobachten war, trocknen sie von den Rändern her ab (Abb. 10). In einigen Fällen könnte auch eine für das Anhaften eines größeren Rhizoms ungeeignete Felsoberfläche dafür verantwortlich sein, daß die kleinen Sporophyten nicht über eine Größe von 12 mm hinauskommen. In Mitteleuropa bildet also die Gametophyten-Generation von *Trichomanes speciosum* die dominierende Generation und nicht die Sporophyten-Generation.

Nach den Beobachtungen in Mitteleuropa und nach Vergleich mit Vorkommen von *Trichomanes* auf den Azoren, auf den Kanarischen Inseln und in Süd-Spanien, kann man annehmen, daß in regenreicheren Epochen auch in Mitteleuropa reife Sporophyten gebildet wurden, und daß nach Klimaänderung nur noch die Gametophyten mit Hilfe ihrer vegetativen Vermehrung und an Sonderstandorten überlebten. Denn auch auf den Azoren und in Süd-Spanien nimmt nach eigenen Beobachtungen die Bildung von fertilen Sporophyten ab, wenn bei Eingriffen durch den Menschen die Standortsbedingungen wesentlich verändert werden, sei es z. B. durch Verlegung von Wasserläufen, oder durch Rodung von Wald und einer damit verbundenen Änderung des Wasserhaushaltes. Eine vegetative Ausbreitung der Gametophyten über größere Entfernungen unter den heutigen Klimabedingungen kann man für Mitteleuropa ausschließen. Dafür spricht auch, daß keine Gametophyten an Sekundärstandorten gefunden wurden. Prinzipiell besiedeln die Gametophyten und Sporophyten den gleichen Standort; die Prothallien wachsen lediglich an etwas geschützteren Stellen (wie es auch von Prothallien anderer Farne bekannt ist). Für *Trichomanes* bedarf es allerdings einer gewissen Zeit bis sich -ausgehend vom Prothallium- ein kräftiges Rhizom und schließlich, bei zusagenden Bedingungen, sporenproduzierende Wedel entwickeln können.

Man kann nun fragen, ob es vergleichbare Beobachtungen an anderen Farnen gibt, die das Verständnis erleichtern. Gelegentlich wachsen in der Nähe von *Trichomanes*-Prothallien solche von *Dryopteris dilatata*. Sie können so dicht stehen, als seien sie künstlich ausgesät worden (Abb. 1). Bilden sich kleine Sporophyten an ihnen und erreichen diese eine Größe von 5 bis 10cm, so sterben sie ab. Hier dürfte der Grund im Mangel an Befestigungsmöglichkeit, im Mangel an Substrat und an zu geringem Lichtgenuß liegen,

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

während die Pflanzen der gleichen Art im Waldboden zu großen Farnen heranwachsen. Für die Prothallien dieser Art ist der Extremstandort vielmehr ein zufälliger, der nicht für eine Dauerbesiedlung geeignet ist – im Gegensatz zu den „spezialisierten" Prothallien von *Trichomanes*.

Trichomanes speciosum gehört in Frankreich zu den geschützten Arten; in Deutschland ist die Art erst neuerdings in eine Flora aufgenommen worden (OBERDORFER 1994). Es sollten nicht nur die kleinen Sporophyten, sondern auch die Gametophyten-Kolonien in den Vogesen und in Deutschland geschützt und mit Rücksicht behandelt werden. Das gleiche gilt auch für Luxemburg und Belgien, denn außer in den Vogesen ist die Ausdehnung der Kolonien dort auf kleine Plätze beschränkt, und nach den bisherigen Erfahrungen wachsen die Pflanzen dort an der Grenze ihrer Existenzmöglichkeit.

Danksagung

CLIVE JERMY (London) gab die ersten Anregungen, auf dem europäischen Kontinent nach Gametophyten von *Trichomanes speciosum* zu suchen. Dr. MARY GIBBY und J. VOGEL (London) zeigten uns die Gametophyten im Feld während einer gemeinsamen Exkursion in den Apuanischen Alpen, unter Führung von D. MARCHETTI (Massa). Dr. W. BENNERT (Bochum), Dr. R. VIANE (Gent) und J. VOGEL übersandten uns wichtige Literatur. Dr. G. SCHULZE (Ludwigshafen) unterstützte uns bei vielen Exkursionen. Dipl.-Mineral. N. WIDEMANN (Freiburg) gab uns fachliche Hinweise. Die Herren U. KOTTKE (Waldrach) und Dr. R. VIANE teilten uns ihre Neufunde mit und erlaubten uns, diese hier zu publizieren. Dr. W. BENNERT und Prof. Dr. A. BOGENRIEDER (Freiburg) gaben uns Ratschläge zum Manuskript; W. BENNERT schrieb zudem die englische Zusammenfassung. Allen Genannten möchten wir herzlich danken.

Literatur

BENNERT, H. W., JÄGER, W., LEONHARDS, W., RASBACH, H. & RASBACH, K. (1994): Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) auch in Nordrhein-Westfalen. – Flor.Rundbr., **28** (1): 80; Bochum.

BUJNOCH, W. & KOTTKE, U.(1994): Der Gametophyt von *Trichomanes speciosum* WILLD. im Regierungsbezirk Trier. – Dendrocopos, **21**: 225-230; Trier.

DERRICK, L. N., JERMY, A.C. & PAUL, A. M.(1987): Checklist of European Pteridophytes. – Sommerfeltia, **6**: 1-94; Oslo.

FARRAR, D. R.(1985): Independent fern gametophytes in the wild. – Proceed. Roy. Soc. Edinburgh, **86 B**: 361-369; Edingburgh.

FARRAR, D. R. (1992): *Trichomanes intricatum*: The independent *Trichomanes* gametophyte in the Eastern United States. – Amer. Fern J., **82** (2): 68-74; Washington.

FARRAR, D. R. & MICKEL, J.T.(1991): *Vittaria appalachiana*: a new name for the „Appalachian Gametophyte". – Amer. Fern J., **81** (3): 69-75; Washington.

FARRAR, D. R. & WAGNER, W. H. jr. (1968): The gametophyte of *Trichomanes holopterum* Kunze. – Bot. Gaz., **129** (3): 210-219; Crawfordsville (U.S.A.).

GOEBEL, K. (1930): Organographie der Pflanzen, Bd. 2, 3. Aufl.; Jena.

KAPPEN, L. (1965): Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. – Flora, **156 A**: 101-115; Jena.

METTENIUS, G. (1864): Über die Hymenophyllaceen. – Abh. Sächs. Ges. Wiss. **7**: 401-501.

NAYAR, B. K. & KAUR, S. (1971): Gametophytes of homosporous ferns. – Bot. Review, **37** (3): 295-396; Lancaster (USA).

OBERDORFER, E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. – 7. Aufl., 1050 S.; Stuttgart.

PRELLI, R. & BOUDRIE, M. (1992): Atlas écologique des fougères et plantes alliées. – Paris (Lechevalier).

RASBACH, H., RASBACH, K. & JÉRÔME, C. (1993): Über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) in den Vogesen (Frankreich) und dem benachbarten Deutschland. – Carolinea, **51**: 51-52; Karlsruhe.

RUMSEY, F. J. & SHEFFIELD, E. (1990): British filmy-fern gametophytes. – Pteridologist, **2** (1): 40-42; London.

RUMSEY, F. J., HEADLEY, A. D., FARRAR, D. R. & SHEFFIELD, E. (1991): The Killarney fern (*Trichomanes speciosum*) in Yorkshire. – Naturalist, **116**: 41-43; Hull (U.K.).

RUMSEY, F. J., RAINE, C. A. & SHEFFIELD, E. (1992): The reproductive capability of „independent" *Trichomanes* gametophytes. – In: IDE, J. M., JERMY, A.C. & PAUL, A. M. (eds.): Fern Horticulture: Past, present and future perspectives – Andover (Intercept).

STOKEY, A. G. (1948): Reproductive structures of the gametophytes of *Hymenophyllum* and *Trichomanes*. – Bot. Gaz., **109** (4): 363-380; Crawfordsville (USA).

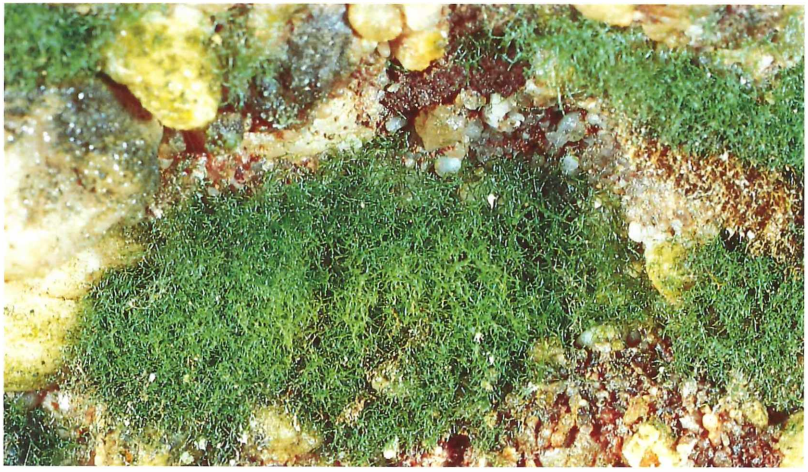
TUTIN, T. G., HEYWOOD, V. H., BURGES, N. A., VALENTINE, D. H., WALTERS, S. M. & WEBB, D. A. eds. (1993): Flora Europaea, Bd. **1**, 2. Aufl. – Cambridge.

VOGEL, J. C., JESSEN, S., GIBBY, M., JERMY, A. C. & ELLIS, L. (1993): Gametophytes of *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta) in Central Europe. – Fern Gaz., **14** (6): 227-232; London.

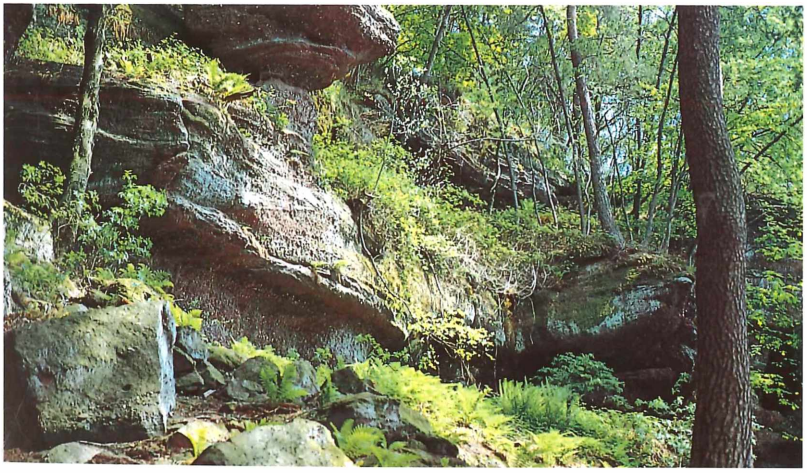
WILMANNS, O. (1993): Ökologische Pflanzensoziologie. – 5. Aufl.; Heidelberg, Wiesbaden.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tafel 1. a) Prothallien von *Dryopteris dilatata* auf einem Felsabsatz aus Buntsandstein. – Alle Fotos RASBACH.



Tafel 1. b) Fadenförmige Prothallien von *Trichomanes speciosum*.

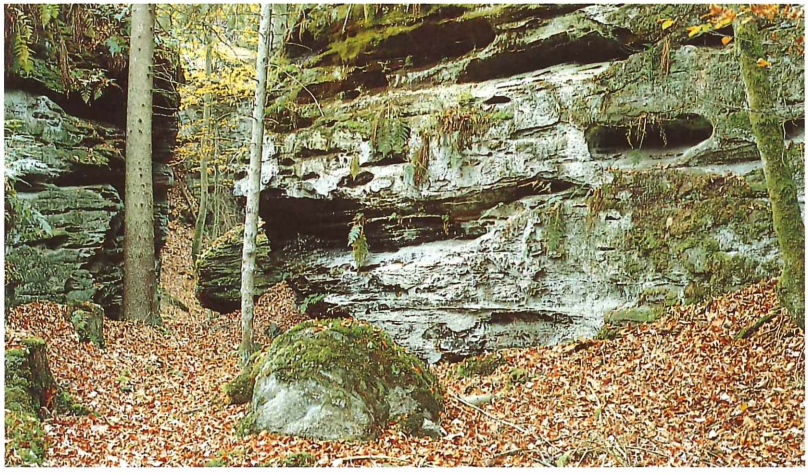


Tafel 1. c) Wuchsort von *Trichomanes speciosum* am Falkenfels bei Hellert/ Vogesen (Dep. Moselle).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tafel 2. a) Wuchsort von *Trichomanes speciosum* im Rehtal/Vogesen (Dep. Moselle).



Tafel 2. b) Wuchsort von *Trichomanes speciosum* bei Bollendorf/West-Eifel (Rheinland-Pfalz).

Tafel 2. c) Wuchsort von *Trichomanes speciosum* bei La Roche-en-Ardennes/Luxembourg (Belgien).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: 53

Autor(en)/Author(s): Rasbach Helga, Rasbach Kurt, Jerome Claude

Artikel/Article: Weitere Beobachtungen über das Vorkommen des Hautfarns Trichomanes speciosum Willd. in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland 21-32