

HELGA RASBACH, KURT RASBACH, CLAUDE JÉRÔME & GABRIEL SCHROPP

Die Verbreitung von *Trichomanes speciosum* WILLD. (Pteridophyta) in Südwestdeutschland und in den Vogesen

Kurzfassung

Die im Zeitraum von 1993 bis 1999 entdeckten Vorkommen der Gametophyten von *Trichomanes speciosum* WILLD. werden für Südwestdeutschland und die Vogesen in zwei Verbreitungskarten dargestellt. Außerdem sind alle Fundorte aus diesen Gebieten in Tabellen erfaßt. Die meisten Populationen fanden sich auf Mittlerem und Oberem Buntsandstein; einige Funde wurden auf Granit, auf Quarzit und auf rhyolithischem Gestein gemacht. An einer Population von *Trichomanes*-Gametophyten in einer Buntsandsteinhöhle wurde eine Beobachtung von Temperatur und relativer Luftfeuchte über einen Zeitraum von 12 Wochen durchgeführt. Mit zunehmendem Abstand zu den Gametophyten ist eine breitere Verteilung der Temperatur zu erkennen. Die Luftfeuchte lag bei den Gametophyten nahe 100 %. Die Photosyntheserate wurde bei Schwachlichtbedingungen gemessen. Ein positiver Stoffgewinn wurde schon bei $4 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (PAR) nachgewiesen. Die Entwicklung einer kleinen Sporophyten-Population in den Vogesen wurde über einen Zeitraum von $4\frac{1}{2}$ Jahren beobachtet, das Ergebnis wird dokumentiert. Die klein-klimatischen und klein-edaphischen Bedingungen an den Wuchsorten von *Trichomanes*-Gametophyten können als ozeanisch getönte Standorte angesehen werden, an denen die Art als Relikt aus wärmeren Klimaperioden überlebt hat und sich hier durch vegetative Vermehrung erhält.

Résumé

La répartition de *Trichomanes speciosum* WILLD. (Pteridophyta) dans le sud-ouest de l'Allemagne et dans les Vosges

Les stations de gamétophytes de *Trichomanes speciosum* WILLD. découvertes entre 1993 et 1999 au sud-ouest de l'Allemagne et dans les Vosges (France) sont localisées sur deux cartes de répartition. Elles sont également répertoriées dans des tableaux récapitulatifs.

La plupart de ces populations se trouvaient sur des rochers de grès (Buntsandstein), cependant quelques-unes d'entre elles furent observées sur du granite, des quartzites et des rhyolites. Un relevé des températures et du degré d'humidité de l'air fut effectué durant 12 semaines dans une grotte, entaillée dans le grès, abritant une population de gamétophytes de *Trichomanes*. Plus l'on s'éloigne d'eux, plus les différences de températures augmentent. Le degré de l'humidité de l'air à leur proximité est proche de la saturation. L'impact de la photosynthèse dans des conditions de faible luminosité a été évalué; c'est ainsi qu'une capacité de réaction à la lumière entraînant la photosynthèse fut constatée dès $4 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (PAR).

L'évolution d'une petite station comportant des sporophytes fut suivie durant 4 ans et demi dans une grotte des Vosges. Les observations ainsi faites sont consignées. Au vu des conditions climatiques et édaphiques régnant à proximité des gamétophytes de *Trichomanes*, l'on est en droit de parler d'un

climat océanique, sous lequel cette espèce, relict d'une période climatique plus chaude, continue à se reproduire de façon végétative.

Abstract

The distribution of *Trichomanes speciosum* WILLD. (Pteridophyta) in south-western Germany and in the Vosges mountains

For localities of gametophytes of the filmy fern *Trichomanes speciosum* WILLD. discovered in south-western Germany and in the Vosges mountains between 1993 and 1999 two distribution maps are provided. In addition, all localities from both areas are summarized in tables. Most populations were found on sandstone from the middle and upper formation (Lower Triassic), other findings came from granitic, quartzitic and rhyolitic rock. With one population of *Trichomanes* gametophytes in a sandstone cavern a long-term study of temperature and relative atmospheric humidity was carried out for 12 weeks. A wider range of temperatures was recorded with increasing distance from the gametophytes. Atmospheric humidity was close to 100 % where the gametophytes grow. Rates of photosynthesis were measured under condition of low light intensity and a positive carbon balance was detectable for an irradiance as low as $4 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (PAR). Over a period of $4\frac{1}{2}$ years the development of a small population of sporophytes in the Vosges mountains was observed and the results are documented. The microclimatic conditions in localities of *Trichomanes* gametophytes may be characterized by slightly oceanic. The species appears to have survived there from the warmer climatic periods and maintains its established populations by vegetative reproduction.

Autoren

Dipl.-Biol. HELGA RASBACH & Dr. KURT RASBACH, Dätscherstr. 23, D-79286 Glottertal;

CLAUDE JÉRÔME, Kroettengass 1, F-67560 Rosheim;

Dipl.-Biol. GABRIEL SCHROPP, Universität Freiburg, Biologisches Institut II/Geobotanik, Schänzlestr. 1, D-79104 Freiburg.

1. Einleitung

Trichomanes speciosum WILLD. gehört einer in den Tropen weit verbreiteten Farn-Gattung an. In Südwest- und Westeuropa sowie in Italien hat die Art einige natürliche Vorkommen mit sporenbildenden Pflanzen, den Sporophyten (der Farnpflanze im eigentlichen Sinn) (JALAS & SUOMINEN 1972, FERRARINI 1977, RUMSEY et al. 1998a, 1998b). Über die Wuchsorte der Sporophyten hinaus sind die Prothallien, das sind die

Gametophyten, wesentlich weiter verbreitet. Diese Gametophyten können als "independent gametophytes" (FARRAR 1985) wachsen, da sie sich vegetativ vermehren können und demnach von den diploiden Sporophyten mit Sporenbildung unabhängig sind. Die Gametophyten sind fadenförmig und bilden charakteristische, sockelförmige Zellen, sog. Gemmenträgerzellen aus, an denen sich Brutknospen entwickeln. Hat eine Brutknospe 5 bis 20 Zellen gebildet, fällt sie ab und ist eine neue, selbständige Pflanze. Die ganzjährig grünen, watteartigen Polster dieser Gametophyten sind als Klone anzusehen. Erstmals haben WAGNER & EVERS (1963) fadenförmige Gametophyten in Nord-Amerika beobachtet. Dann hat FARRAR (1967, 1985) den Lebensrhythmus von "independent gametophytes" in der Gattung *Trichomanes* in Nord-Amerika untersucht. In England wurden solche Untersuchungen aufgegriffen (RUMSEY & SHEFFIELD 1990, RUMSEY et al. 1991, 1992) und in West-Frankreich (PRELLI & BOUDRIE 1992) und in Mitteleuropa fortgeführt. Der Erstfund für Mitteleuropa erfolgte in Luxemburg im April 1993. Bald schlossen sich Entdeckungen von Gametophyten-Populationen in den Belgischen Ardennen, dem Rheinischen Schiefergebirge, in Eifel, Hunsrück, Pfälzer Wald, im südlichen Niedersachsen, in Hessen, im Nordthüringer Buntsandsteinland, im Spessart, in Oberfranken, im Elbsandsteingebirge, im südlichen Odenwald, in den Vogesen und im Schwarzwald an. Auch auf der tschechischen Seite des Erzgebirges (anschließend an das Elbsandsteingebirge) wurden Vorkommen von *Trichomanes speciosum* entdeckt (RASBACH et al. 1993, 1995, VOGEL et al. 1993, BENNERT et al. 1994, BUJNOCH & KOTTKE 1994, BUJNOCH 1995-1998, KIRSCH & BENNERT 1996, HORN & ELSNER 1997, HUCK 1997, HORN 1998, RUMSEY et al. 1998b).

Molekularbiologische Untersuchungen haben gezeigt, daß die unabhängig von Sporophyten wachsenden Gametophyten zu der Art *Trichomanes speciosum* gehören, auch wenn von den Atlantischen Inseln bis nach Europa und innerhalb Europas gewisse genetische Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen festgestellt werden konnten (RUMSEY et al. 1996, RUMSEY et al. 1998b, 1999).

Da der Farn in Mitteleuropa keine sporenbildenden Blätter ausbildet und eine Verbreitung der Gametophyten-Fäden über größere Entfernungen auszuschließen ist, wird das Vorkommen der Gametophyten als reliktsch angesehen (VOGEL et al. 1993, RASBACH et al. 1995, RUMSEY et al. 1998 b, HORN 1998). Es ist gut vorstellbar, daß in nacheiszeitlichen Wärmeperioden mit höheren Temperaturen und höheren Niederschlägen sporenbildende Pflanzen auch in Mitteleuropa vorgekommen sein können. Nach Klimaänderung (Trockenheit, Kälte) überlebten die Sporophyten nur an deutlich atlantisch-ozeanisch beeinflussten Standorten, während die Gametophyten kleinflächig an Orten

mit speziellem ozeanisch getöntem Klima, stark beschattet und deshalb konkurrenzlos überlebten (Taf. 1a). Eine Ausbreitung ist heute nur über kurze Distanzen denkbar, z. B. durch Wild, Kleinsäugetiere, Insekten; eine Neuansiedlung durch Ferntransport von Sporen ist wegen mangelnder "Zwischenstationen" sehr unwahrscheinlich.

2. Material und Methoden

Die Feldarbeiten wurden von 1993 bis Januar 1999 durchgeführt. Von den Fundorten wurden, so weit wie möglich, kleine Proben auf die Morphologie und auf das Vorhandensein von Antheridien und Archegonien hin geprüft. Es wurde mit folgenden Kartenwerken gearbeitet: Top. Karten 1:25 000 des Vermessungsamtes Rheinland-Pfalz und Top. Karten 1:25 000 des Landesvermessungsamtes Baden-Württemberg. Für die Vogesen stand kein entsprechendes Kartennetz und keine Übersichtskarte auf Maßstabsblatt-Basis zur Verfügung. Wir verwendeten für die Vogesen die Karten 1:25 000 ("Top 25") des Institut Géographique National (Paris). Diese sehr detaillierten (neuen) Karten sind gemeinsam mit dem Club Vosgien (Strasbourg) herausgegeben und haben einen anderen Kartenschnitt als die bislang gebräuchlichen Blätter. Die Kartenblätter sind nicht nur unterschiedlich groß, sondern sie überschneiden sich teilweise. Zum leichteren Auffinden der Fundorte werden in der hier von den Vogesen wiedergegebenen Verbreitungskarte (Karten nur im Umriß gezeichnet) alle Fundorte in die Karten-Quadranten eingetragen, in Kap. 8 auch die Bezugsziffern der Kartenblattränder. Sind Fundorte auf zwei benachbarten Blättern zu finden, so ist dies in Kap. 8 vermerkt. Die Geologische Übersichtskarte von Südwestdeutschland 1:600 000, die auch große Teile der Vogesen umfaßt, (Hrsg. Geol. Landesamt Baden-Württemberg 1954) und die Abhandlung "Geologische Naturdenkmale im Regierungsbezirk Karlsruhe" (SCHÖTTLE 1984) dienen als wichtige Grundlage (s. auch GEYER & GWINNER 1986).

Für die Temperaturmessungen im Feld kamen Geräte der Firma Testo zum Einsatz: testostor 175-1: Zweikanal-Mini-Datenlogger. Die Genauigkeit liegt im Bereich zwischen -35° und +50 °C bei ±0,5 °C. Einer der Temperaturfühler war direkt an den Gametophyten angebracht. Für die Messung der Luftfeuchtigkeit wurden verwendet: testostor 175-2. Die Genauigkeit beträgt: ±0,5 °C; ±3 % rF (Werksangabe).

3. Die Standorte der Gametophyten von *Trichomanes speciosum* in Südwestdeutschland und in den Vogesen

Im Untersuchungsgebiet wurden die Gametophyten ausschließlich auf sauren Gesteinen in Höhenlagen von 200 m bis 810 m ü. NN gefunden. Die meisten Populationen fanden sich auf Buntsandsteinfelsen, bevorzugt auf Mittlerem Buntsandstein. Durch die unterschiedliche Härte der Gesteinsschichten (z. B. Geröllhorizont, Lehmhorizont) hat sich eine Fülle von verschiedenen Erosionsformen herausgebildet: senkrechte, besonders aber auch waagerechte Spalten unterschiedlicher Höhe und Tiefe, kleine und große

Höhlen, weite Überhänge, Felsturme und Blockmeere. Unabhängig von der Himmelsrichtung sind dadurch viele Wuchs- und Überdauerungsmöglichkeiten für *Trichomanes*-Gametophyten gegeben. Bei der Exposition nach Himmelsrichtungen in Relation zur Höhenlage, wie es RUMSEY et al. (1998a) festgestellt haben, konnten wir keine Regelmäßigkeiten erkennen.

Während der wasserzügige und wasserspeichernde Buntsandstein besonders gute Voraussetzungen für das Gedeihen der Gametophyten bietet, und man deshalb auf diesem Gestein die größten Populationen finden kann, sind die Populationen auf Granit, Quarzit oder vulkanischem Gestein klein (wenige Quadratzentimeter) und viel seltener. Die Wuchsorte auf Granit finden sich ausnahmslos in der Nähe von Bächen und in Schluchten, wo durch fließendes Wasser eine ständig hohe Luftfeuchtigkeit herrscht. Hier sitzen die Polster in schmalen Spalten oder an der Unterseite von Felsblöcken. Werden die Prothallien durchnäßt und entweicht dadurch Luft aus den feuchten, aber durchlüfteten Fadenpolstern, so sterben die Gametophyten schnell ab. Die Größe der *Trichomanes*-Populationen ist immer von der Struktur des Gesteins, der gleichmäßigen Zufuhr von Sickerwasser bzw. gleichmäßiger Luftfeuchtigkeit bei relativ ausgeglichenen Temperaturen abhängig (s. Kap. 5). Während in den Belgischen Ardennen mit deutlich atlantischem Klima auf schieferem Gestein (Devon) nur kleine Populationen gefunden wurden (RASBACH et al. 1995), gibt es in den Vogesen und im Nordschwarzwald lückig wachsende Populationen von bis zu einem und auch mehreren Quadratmetern Größe. Die Fundorte in Bayern (HORN & ELSNER 1997) und in Niedersachsen (HORN 1998) bestätigen, daß vor allem die Topographie der Felsen und die klein-klimatischen Bedingungen von entscheidender Bedeutung für das Vorkommen der Gametophyten von *T. speciosum* sind.

Die in der vorliegenden Arbeit mitgeteilte Verbreitung von *T. speciosum* in Südwestdeutschland und in den Vogesen kann nicht als vollständig betrachtet werden. Allein die Vielzahl der Felsen mit ihren zahllosen Spalten lassen nur die Prüfung von erreichbaren Lokalitäten zu. Eine erfolgreiche Suche ist nur mit Taschenlampen möglich.

Alle Fundorte liegen in bewaldeten Gebieten: in Buchenwäldern, in Linden-Ahorn-Schluchtwäldern, in Tannen-Buchenwäldern, in Tannen-Fichtenwäldern und in Fichtenforsten. Auf Blockhalden finden sich lockere Bestände aus Birke, Vogelbeere und Fichte. Durch die Baumbestände ergibt sich ein sehr unterschiedlicher Lichtgenuß für die in Spalten und Höhlen wachsenden Prothallien. Bei umgebendem Laubwald ist der Lichtgenuß im Winter größer als im Sommer; im Nadelwald hingegen ist der Lichtgenuß relativ gleichmäßig im Jahresgang. Bei Änderung der Waldstruktur können sich die Populationen im Zentimeter-

oder Dezimeterbereich verändern, im Extremfall können sie bei Kahlschlag des Waldes zum Erlöschen gebracht werden; s. Tafeln 1 b und 2 und Abbildungen 6-11 von Wuchsorten von *Trichomanes*-Gametophyten. Die besonderen lokalen Standortverhältnisse kompensieren das sonst ungünstige Makroklima. Die besonderen Ansprüche an den Standort haben die Einnischung an solche Standorte ermöglicht, an denen keine oder nur wenige konkurrenzfähige Arten zu leben vermögen. In der Regel leben die Gametophyten in einartigen Populationen. Moose finden sich nur dann mit *Trichomanes*-Gametophyten vermischt, wenn die standörtlichen Bedingungen für die Farn-Prothallien nicht mehr optimal sind, die Moose dann in der Regel auch nur Kümmerformen bilden.

Nach der bisher bekannten Verbreitung von *T. speciosum* in Europa bis hin in subkontinentale Klimabereiche (HORN & ELSNER 1997) und nach Feststellung an Gametophyten anderer Farn-Arten wird angenommen, daß die Gametophyten, im Vergleich zu den Sporophyten, resistenter gegen Schwankungen von Temperatur und Luftfeuchtigkeit sind (KAPPEN 1965, FARRAR 1985, RUMSEY & SHEFFIELD 1996). Anders wäre es nicht zu verstehen, daß der höchste im Schwarzwald gefundene Wuchsort, der Bärenfelsen bei Baiersbrunn, in einer Höhe von 810 m ü. NN liegt. Es handelt sich um eine nach SO exponierte, zerklüftete Buntsandstein-Felsengruppe. Dort wachsen die Gametophyten in kleinen halbkugeligen Aushöhlungen an der Decke einer etwa 6 m breiten, 3 m tiefen und 1 m hohen Höhle, und diese wiederum liegt unter einem Überhang. Man muß aber bedenken, daß, wenn ein Sporophyt aus dem besonderen Klima der Gametophyten herauswächst, er mit anderen Klimaverhältnissen (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Lichtgenuß) konfrontiert wird. Dann ist ein Vergleich der Standortverhältnisse von Gametophyten und Sporophyten ohne experimentelle Arbeit nicht mehr möglich. - Alle in dieser Arbeit genannten Wuchsorte liegen in Gebieten mit mittleren Jahresniederschlägen zwischen 800 und 1600 mm.

4. Sekundär-Wuchsorte

In Steinbrüchen wurden keine Gametophyten gefunden. Zwei Populationen werden nach den Umständen an den Lokalitäten als Sekundär-Ansiedlung betrachtet:

1. Quarzriff bei Badenweiler (TK 8212 NW). Hier haben bereits die Römer Erz gewonnen; im Mittelalter und vom 18.-20. Jahrhundert wurden die im Riff vorkommenden Nester mit Blei und Zink abgebaut (METZ et al. 1957). An anstehenden, ungestörten Felsen wurden kleine Populationen von *Trichomanes* gefunden. Daneben fand sich an einem sicher künstlich angelegten Stolleneingang



Abbildung 1. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten im Bleichbachtal (bei Kenzingen). Station der Langzeitmessungen von Temperatur und Luftfeuchte; siehe Abbildung 2 u. 3; Erläuterungen im Text. - Alle Fotos: RASBACH.

eine Population, die als Sekundär-Ansiedlung angesehen werden muß.

2. An der Cascade de Nideck (Karte 3716 ET) fanden sich Gametophyten auf rhyolithischem Gestein. In einer ca. 20 m entfernten, offensichtlich künstlich gegrabenen Aushöhlung (Mineralien-Sammelstelle?) wuchs auch ein kleines Polster von *T. speciosum*-Gametophyten. Beide Vorkommen könnten auf Verschleppung durch Tiere zurückgehen.

5. Ökologische Untersuchungen

Mikroklimatische Untersuchungen zu den Standortsansprüchen von *Trichomanes*-Gametophyten in unserem Gebiet fehlen bis jetzt. Wir haben deshalb an einem ausgewählten Vorkommen (Bleichbachtal, TK 7713 SW) eine Datenerfassung eingerichtet, die eine Beobachtung von Temperatur und relativer Luftfeuchte direkt am Wuchsort ermöglichte. Eine Erfassung des Mikroklimas im unmittelbaren Nahbereich der Pflanze ist mit einigen grundsätzlichen Problemen behaftet, weil bei einem so kleinen Objekt die Meßfühler die Verhältnisse an der Pflanze merklich beeinflussen können. Dieser Fehler läßt sich durch eine möglichst

starke Miniaturisierung der Meßfühler zwar verkleinern, nicht aber gänzlich beseitigen. Wir glauben, in der hier realisierten technischen Lösung einen tragbaren Kompromiß zwischen theoretischen Forderungen und praktischen Erfordernissen gefunden zu haben. Die Meßstellen wurden an einem ostexponierten Hang in einer Höhe von 340 m ü. NN installiert. Die Hangneigung beträgt etwa 40°. Mehrere Gruppen von Buntsandsteinfelsen mit Spalten, Höhlen und Überhängen stehen an dem Hang an (Abb. 1). Für die Messungen wurde eine Höhle mit folgenden Ausmessungen ausgewählt: größte Tiefe der Höhle 90 cm, größte Höhe 35 cm, Öffnung der Höhle 50 cm breit. Die Höhle liegt unter einem Überhang von 50 cm Tiefe und 70 cm Höhe. Die Gametophyten-Population wächst auf einem Absatz einer schmalen Gesteinsschicht, 35 cm vom hintersten Punkt der Höhle entfernt; Moose wurden bei etwa 50 cm vom hintersten Punkt der Höhle festgestellt. Der umgebende Wald ist ein Fichtenforst mit einigen jungen Buchen und einer lückigen Krautschicht aus vorwiegend mittelgroßen Pflanzen von *Dryopteris dilatata*. Auffallend sind große Rasen von *Bazzania trilobata* und *Polytrichum formosum*. Die dargestellten Daten (Abb. 2 u. 3) basieren auf Messungen, die im Zeitraum zwischen dem 22.10.1998 und dem 13.1.1999 durchgeführt wurden.

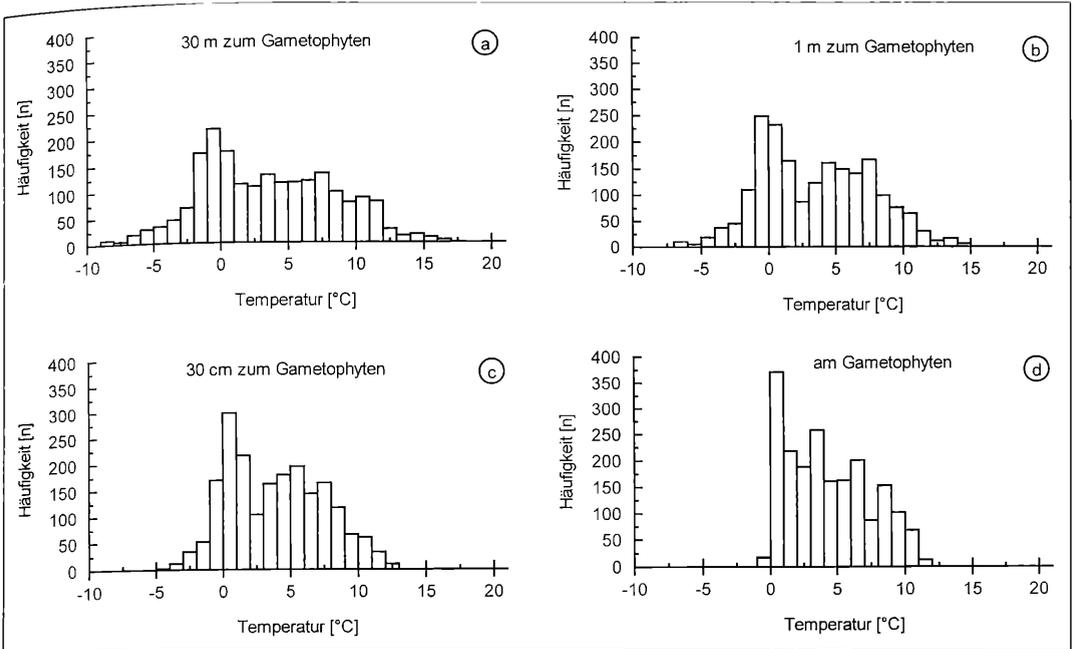


Abbildung 2. Temperaturverlauf im Zeitraum zwischen dem 22.10.1998 und dem 13.1.1999 an 4 Meßstellen; Erläuterungen im Text.

Gemessen wurde die Temperatur im Abstand von 30 m, von 1 m, 0,3 m und direkt an den Gametophyten. Die Temperaturmeßstelle in 30 m Abstand zu den Gametophyten repräsentiert das Waldbestandsinnenklima der Fichtenforstung in einem Meter über dem Erdboden. Der Meßpunkt in einem Meter Entfernung zeigt die Verteilung der Temperatur noch vor der Öffnung der eigentlichen Höhlung, während der Meßpunkt "30 cm" schon innerhalb der Höhlung lag. Bei diesen Fühlern handelt es sich um schnell ansprechende Außenfühler, deren Form in Abbildung 4 dargestellt ist. Der zeitliche Abstand zwischen den Messungen betrug eine Stunde, insgesamt wurden also an jedem Meßpunkt 2000 Meßwerte erfaßt. Die Messungen wurden mit 13 Datenaufzeichnungsgeräten (Loggern) an drei verschiedenen Transekten durchgeführt, wobei hier ein Transekt exemplarisch herausgegriffen wurde.

Die Abbildung 2d kennzeichnet den Meßpunkt, an dem der Fühler direkten Kontakt zu den Gametophyten hatte. Nur wenige Meßwerte unterhalb der 0 °C Marke konnten an diesem Meßpunkt aufgezeichnet werden. Ein Maximum ist bei Temperaturen knapp über 0 °C auszumachen (Abb. 2d). In der Tendenz ist mit zunehmendem Abstand zu den Gametophyten eine wesentlich stärkere Streuung der Temperaturwerte zu erkennen (Abb. 2a, b, c). Solches läßt sich auch im Gang der relativen Luftfeuchtigkeit erkennen (Daten nicht dargestellt). Die Luftfeuchtigkeit innerhalb der

Höhlung war während des Meßzeitraumes so hoch, daß zwei von vier Thermohygrographen wegen Feuchtigkeitsproblemen ausgefallen waren. Während langer Zeit lag die Luftfeuchtigkeit innerhalb der 90 cm tiefen Höhlung während des Beobachtungszeitraumes nahe 100 %.

In Abbildung 3 sind sieben Tage im November, zwischen dem 19.11. und dem 25.11.1998, dargestellt. Dieser Zeitraum erscheint uns besonders wichtig, da hier ungewöhnlich tiefe Wintertemperaturen gemessen werden konnten. Durch den Meßpunkt gekennzeichnet ist der Tagesmittelwert; nach oben hin wird das Maximum, nach unten das Tagesminimum der Temperatur abgegrenzt. Besonderes Augenmerk soll auf den 23.11. gelegt werden. Im Mittel liegt die Temperatur außerhalb der Höhlung unter -6 °C; es werden sogar Temperaturen bis fast -9 °C erreicht. Auch innerhalb der Höhlung in 30 cm Abstand zu den Gametophyten liegt die Temperatur während des ganzen Tages unter 0 °C. An den Gametophyten selbst jedoch bleibt die Temperatur im Mittel über 0 °C, obgleich Extremwerte knapp unter 0 °C erreicht werden. Zusammenfassend lassen sich folgende Grundcharakteristika herausstellen: Extreme innerhalb der Tagesgänge werden mit abnehmendem Abstand zu den Gametophyten geringer. Das trifft für jeden Tag des gesamten Untersuchungszeitraumes zu, sowohl für den Gang der Temperatur, als auch für den der Luftfeuchtigkeit. Temperaturen unter 0 °C an den Gameto-

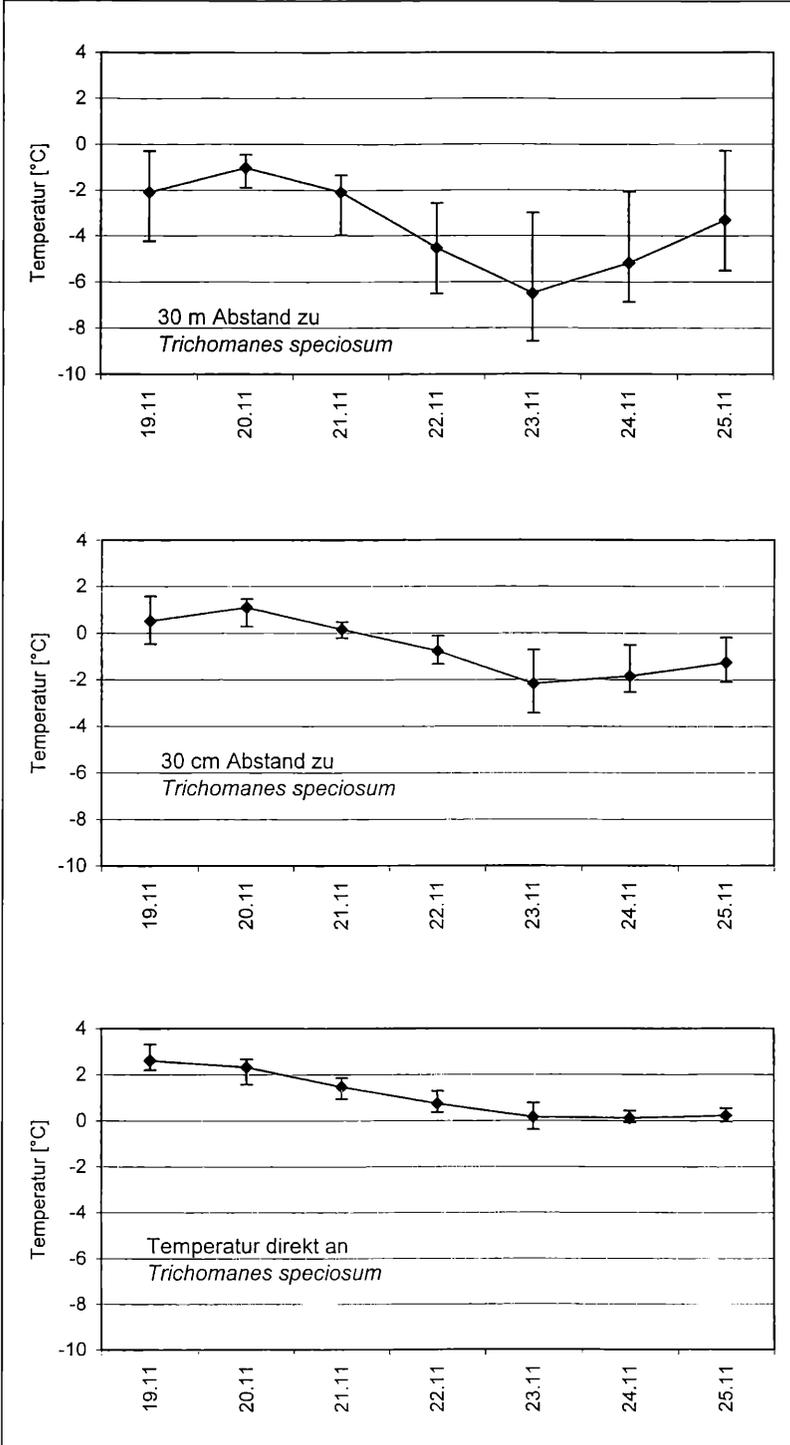


Abbildung 3. Temperaturverlauf im Zeitraum zwischen dem 19.11.1998 und dem 25.11.1998 an 3 Meßstellen; Erläuterungen im Text.



Tafel 1. a) Polster von *Trichomanes speciosum* – Gametophyten in einem Geröllhorizont des Mittleren Buntsandsteins, Vogesen, Falkenfelsen bei Hellert, 1998. – Alle Fotos: RASBACH.

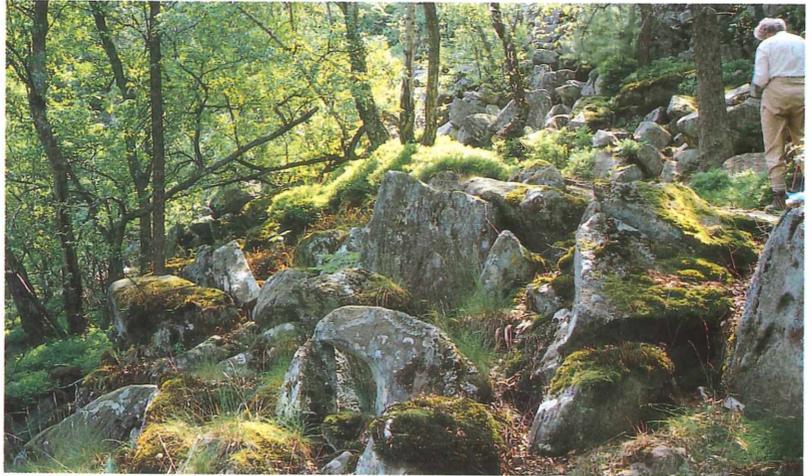


Tafel 1. b) Wuchsort von *Trichomanes speciosum* – Gametophyten bei den Bildsteinen (bei Oberweier), Mittlerer Schwarzwald, 10.4.1997.

Tafel 2. a) Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Buntsandstein: Wolfsschlucht bei Eberbach, südlicher Odenwald, 14.10.1995.



Tafel 2. b) Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Buntsandstein: „Felsenmeer“ bei Heidelberg, 19.5.1998.



Tafel 2. c) Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Granit: Wehratal, Südschwarzwald, 1.8.1996.



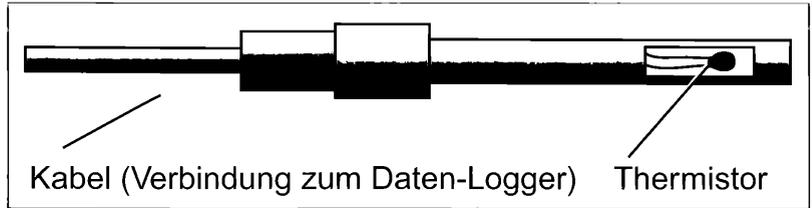


Abbildung 4. Außenfühler zur Messung von Temperaturen; Länge 60 mm.

phyten selbst sind am Untersuchungsort nur selten aufgezeichnet worden. Es handelt sich um ein gegen Frosteinwirkung stark abgepuffertes System.

Neben dem großen Einfluß des von hinten nachrückenden Wassers ist bei einer mikroklimatischen Betrachtung der Einfluß des Lichtes in seinen verschiedenen Qualitäten von großer Bedeutung. Meßtechnisch sind solche Untersuchungen in herkömmlichen Gaswechselmeßanlagen wegen der beschriebenen Besonderheiten des Standortes problematisch. Aus diesem Grund wurde mit einer stufenlos beleuchtbaren Durchflußkammer, in Zusammenarbeit mit J. EICH (PhysioControl Microsystem) mit Hilfe von O_2 - und pH-Mikrosensoren die Photosyntheserate bei Schwachlichtbedingungen gemessen. Ein positiver Stoffgewinn konnte schon bei $4 \mu\text{mol s}^{-1} \text{m}^{-2}$ (PAR) nachgewiesen werden (Daten unveröffentlicht; siehe hierzu RUMSEY & SHEFFIELD 1996).

6. Die Sporophyten von *Trichomanes speciosum* in den Vogesen

Von sehr vielen Vorkommen wurden Proben genommen und mikroskopisch auf das Vorhandensein von Antheridien und Archegonien untersucht. Im Schwarzwald wurden Antheridien an folgenden Wuchsorten gefunden: Wolfsschlucht (TK 7215 NE), Bleichbachtal (TK 7713 SW) und Hagemattgraben im Wehratal (TK 8313 NE). In den Vogesen fanden sich Antheridien in Material vom Krappenfels (TK 3715 OT), von Pierre des Druides (TK 3517 OT) und vor allem von der Grotte St. Vit (TK 3715 OT). In dieser Höhle wurden an sieben Terminen sehr viele Antheridien festgestellt, einschließlich lebender Spermatozoiden. Die Grotte St. Vit ist auch der einzige Fundort, an dem Archegoniphore mit bis zu 9 Archegonien gefunden wurden. Die Höhle von St. Vit ist ca. 25 m tief, ihr Eingang ca. 8 m breit, die Höhe beträgt am Eingang etwa 4 m und hat mehrere Nischen an ihrer Decke. Die Gametophyten bedeckten mehrere Quadratmeter der Höhlenwände; auch an der Decke hafteten viele Populationen. Wie schon bei RASBACH et al. (1993, 1995) berichtet, wurden am 26.7.1993 an der feuchtesten Stelle der Höhle vier kleine Sporophyten entdeckt. Die Blättchen waren 2-8 mm lang und wuchsen aus dem Geflecht der Gametophyten heraus. Eine der Pflanzen wurde entnom-

men, um die anatomischen und morphologischen Merkmale mit Pflanzen von Teneriffa zu vergleichen. Während am Standort nur ein Blättchen von dieser Pflanze zu sehen war, zeigten sich nach der Entnahme drei Blättchen an einem winzigen Rhizom. Die Grotte St. Vit wurde zwischen dem 26.7.1993 und dem 31.1.1997 16 mal besucht, um das Wachstum der Sporophyten zu verfolgen. Auf einer leicht konkav geneigten und etwa 30 x 40 cm großen Fläche, die vollständig mit einem dichten Belag von Gametophyten von *Trichomanes* bewachsen war, wurden in dem genannten Zeitraum von 4 1/2 Jahren 17 Sporophyten festgestellt. Ab August 1994 wurde zu ihrer Prüfung eine Markierung angebracht und eine Zeichnung von der Fläche erstellt. Einige der Sporophyten wurden über Zeiträume von 6 Monaten bis zu 29 Monaten beobachtet, ohne daß sie gewachsen wären. 14 der Pflanzen hatten (sichtbar) ein Blatt gebildet, eine Pflanze hatte zwei Blätter und ein Exemplar hatte drei bzw. vier Blätter entwickelt (Abb. 5). An dieser Pflanze konnte auch deutlich ein Wachstum beobachtet werden, das über 3 Jahre und 2 Monate verfolgt wurde. Das Wachstum der Blätter erfolgte sowohl der Sommer- als auch während der Wintermonate. Das älteste Blatt war 8 mm lang, das jüngste etwa 12 mm. Das Blatt 3 (Abb. 5) hatte sich am stärksten vom Gametophyten-Polster abgehoben und starb ab, obwohl es nicht das älteste war. Vermutlich war es zu weit aus dem schützenden, die Temperatur ausgleichenden Verband der Gametophyten herausgewachsen. Die Grotte St. Vit wird als Kapelle genutzt und von Wanderern besucht. Anfang des Jahres 1997 waren Renovierungsarbeiten durchgeführt und das Innere der Höhle verändert worden. Die ausgedehnten Gametophyten-Polster waren zum größten Teil von den Wänden verschwunden. Auch das markierte Beobachtungsfeld ging leider verloren. Die Ursache dafür konnte nicht geklärt werden. Möglicherweise wurden die Wände (wohlmeinend) abgefeigt. Möglich ist es auch, daß sich die Wasserführung aus dem Gestein geändert hat. Bei einer Kontrolle am 27.7.1999 stellten wir an dem ehemaligen Sporophyten-Wuchsort einen stärkeren Wasseraustritt fest, durch den die Pflanzen offensichtlich zu stark durchnässt und abgeschwemmt worden waren. Derartig abgeschwemmte Polster konnten im Juli 1999 noch beobachtet werden. Durch die dokumentierte Sporophyten-Population kann eine Vorstellung vermittelt

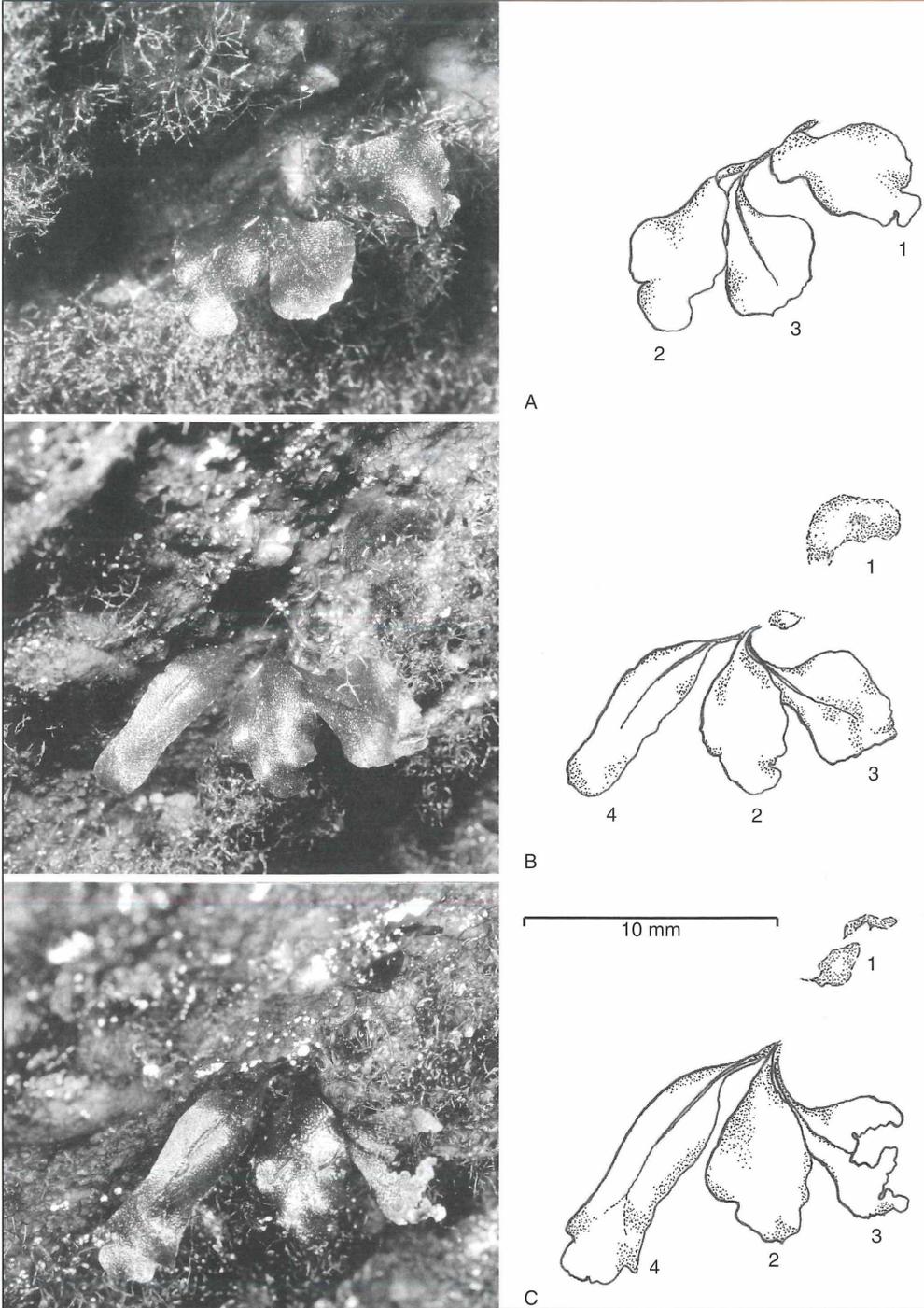


Abbildung 5. Mehrblättriger Sporophyt von *Trichomanes speciosum* in den Vogesen (Fotos und Erläuterung): A=27.4.1994, B=26.2.1996, C=24.10.1996. 1 bis 4 = Reihenfolge der nacheinander ausgetriebenen Blätter.

werden, unter welchen Bedingungen es nach Entwicklung eines dauerhaften Gametophyten-Polsters, einer reichen Ausbildung von Gametangien auch in Mitteleuropa zur Ausbildung von kleinen Sporophyten kommen kann.

7. Die Naturräume Südwestdeutschlands und der Vogesen

7.1 Pfälzer Wald

Im Pfälzer Wald wurden Gametophyten von *Trichomanes speciosum* im wesentlichen auf Mittlerem Buntsandstein gefunden (Haupt-Konglomerat, Karstschichten). Neben den auf der Verbreitungskarte und im Kap. 8 wiedergegebenen Vorkommen wurden von C. STARK et al. (Speyer) weitere Wuchsorte entdeckt.

7.2 Südlicher Odenwald

Es wurden Schluchten (Hängetäler) im Mittleren und Oberen Buntsandstein am rechten Neckarufer besucht (Abb. 6, Taf. 2 a). In der Wolfsschlucht (TK 6520 SW) fanden sich besonders reiche Populationen von *Trichomanes*-Gametophyten. Im Raum Heidelberg, sowohl am rechten Neckarufer, als auch im „Kleinen Odenwald“ am linken Ufer, fand sich *Trichomanes* in großen Blockmeeren, die dem oberen Geröllhorizont des Mittleren Buntsandsteins angehören. Da das Gestein meist verkieselt ist, bildet es infolge erhöhter Resistenz gegen Verwitterung große Blockmeere an den Berghängen (SCHÖTTLE 1984) (Taf. 2 b). Für das Gedeihen von *Trichomanes* erwiesen sich die Felsenmeere nur dann geeignet, wenn sehr große Blöcke tief mit dem Erdreich verbunden waren. Wo in der Tiefe Luft zwischen den Blöcken abfließen konnte, war die Suche erfolglos.

7.3 Schwarzwald

Die Abgrenzung der Naturräume im Schwarzwald erfolgt nach üblichem Sprachgebrauch (ohne genaue Definition). Der Nordschwarzwald umfaßt den Gebirgsteil von Pforzheim bis zum Kinzigtal; der Mittlere Schwarzwald liegt zwischen Kinzigtal und der Linie Höllental/Gutachtal, und der Südschwarzwald erstreckt sich bis zum Hochrhein.

Im Nordschwarzwald und im Mittleren Schwarzwald bildet der Buntsandstein eine breite Schichtstufe mit vielen Taleinschnitten. An den Hangkanten steht meistens Hauptkonglomerat an, an den Hängen liegen Blockmeere des Mittleren Buntsandsteins. In diesen Gebieten liegen die meisten und größten Vorkommen von *Trichomanes speciosum* im Schwarzwald (Abb. 7). Einige Populationen wurden im Nordschwarzwald auf Oberem Rotliegenden (Arkosesandstein) (TK 7215 NE) (Abb. 8) und auf Granit (TK 7315 NW, 7316 NW) (Abb. 9) gefunden. Wo im Mittleren Schwarzwald die Buntsandsteindecke in Riedel und Zeugenberge

aufgelöst ist, fanden sich auch hier Populationen der Prothallien. In der Vorbergzone zwischen Lahr und Emmendingen schließlich liegen mehrere kleine Fundorte auf Mittlerem Buntsandstein (Taf. 1b). Im Südschwarzwald wurde *Trichomanes* in kleinen Polstern auf Granit entdeckt (TK 8112 SE, 8313 NE und 8315 NE) (Taf. 2 c); auf Quarzit wurden drei Populationen festgestellt (TK 8212 NW).

7.4 Vogesen

Die Abgrenzung der Naturräume der Vogesen kann folgendermaßen vorgenommen werden (BRAUN 1981): Der südliche Teil des Pfälzer Waldes leitet über zu den Nordvogesen (Vosges du Nord), die durch die Senke von Saverne und das Tal der Zorn im Süden begrenzt werden. Die Mittleren Vogesen (Vosges Moyennes) schließen sich nach Süden an, und ihre südliche Grenze wird durch eine Linie von Bruyères, Corcieux, Col de Sainte-Marie und Vallée de la Lièpvrette charakterisiert. Vom Tal der Lièpvrette nach Süden erstrecken sich die Hochvogesen (Hautes Vosges), wobei man noch die südwestlichen Vogesen anschließen kann. Manche Autoren bevorzugen eine andere geographische Gliederung der Vogesenlandschaft (s. hierzu GEYER & GWINNER 1986). In den Nordvogesen steht der Buntsandstein in besonders vielfältigen Felsgruppen an (Conglomerat principal, Grès vosgien princ.). Der Buntsandstein dehnt sich über die Senke von Saverne in die Mittleren Vogesen und an den westlichen (niederschlagsreichen) Rand der Vogesen bis in den Raum von Epinal aus. Die reichsten Vorkommen von *Trichomanes* liegen in den Nordvogesen und in den Mittleren Vogesen. Einige kleinere Vorkommen fanden sich auf isolierten Buntsandsteinfelsen im Raum von Sélestat (TK 3717 ET) und auf rhyolitischem Gestein (TK 3716 ET). An Buntsandsteinfelsen südlich von Colmar war die Suche nach *Trichomanes* erfolglos, was auf die geringen Niederschläge (Jahresmittel 600-800 mm) zurückgeführt werden kann. Im Grundgebirge der Südvogesen wurden keine Funde gemacht. (Abbildungen von Wuchsorten in den Vogesen s. RASBACH et al. 1995.)

8. Anhang: Fundorte der Gametophyten von *Trichomanes speciosum*

Bei den Fundstellen in Deutschland werden die Meßtischblatt-Nummern mit Quadranten angegeben, bei den Fundstellen in Frankreich Nummer des Kartenblattes, die Quadranten und die Grundfelder (die eine Größe von 2x2 km² aufweisen). Die Zahlen in Klammern geben die Zahl der Populationen an dem genannten Ort an. Ab Januar 1999 wurden in den Nordvogesen etwa 90 weitere Populationen an 24 weiteren Orten gefunden; diese wurden nicht mehr in die Tabelle aufgenommen.

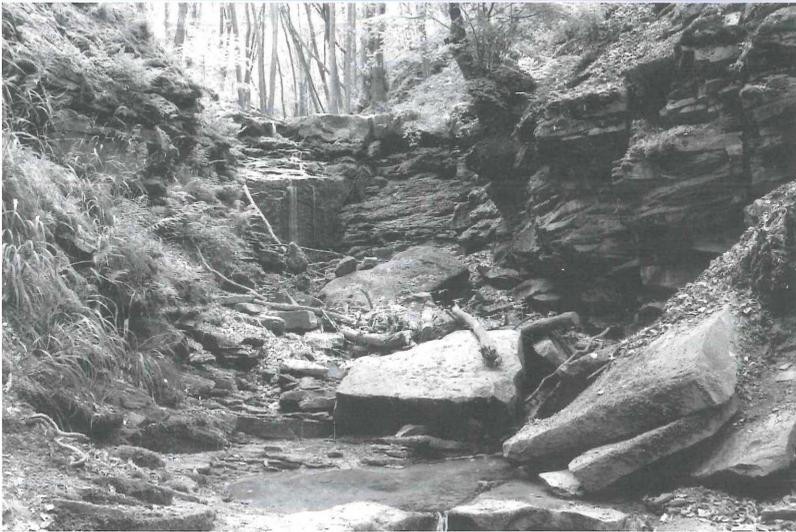


Abbildung 6. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Buntsandstein: Margarethenschlucht bei Neckargerach, südlicher Odenwald, 14.10.1995.

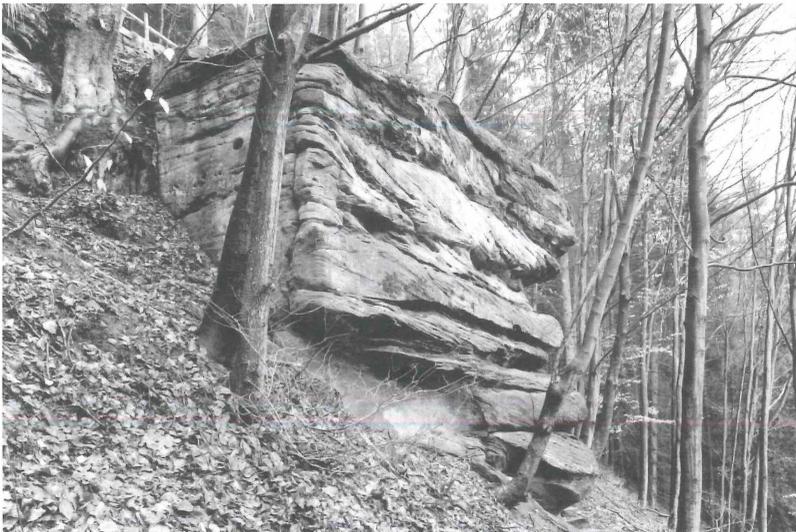


Abbildung 7. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Buntsandstein: Bruderhöhle bei Bad Liebenzell, Nordschwarzwald, 22.3.1996.

Pfälzer Wald

- 6613 NE: Nibelungenfelsen, 260 m, 13.3.1994, zusammen mit C. STARK und K. BUG
- 6712 NE: Ringelsberg bei Leimen, 420 m, 16.2.1994
- 6713 SW: Bei den Drei Felsen, 280 m, 16.5.1993
- 6811 SW: Altschloßfelsen, 405 m, 17.11.1998
- 6812 NE: Rabenfelsen, 250 m, 15.2.1993
- 6812 SE: Dretschberg, 250 m, 15.2.1993
- 6812 SE: Wöllmersberg, 270 m, 15.2.1993

Südlicher Odenwald

- 6518 SW: Felsenmeer, 380 m, 19.5.1998
- 6518 SE: Jägerfelsen, 300 m, 20.5.1998
- 6520 SW: Wolfsschlucht (6), 260 m, 13.10.1995
- 6620 NE: Margarethenschlucht, 200 m, 14.10.1995

Nordschwarzwald

- 7116 SW: Bernsteinfels, 675 m, 1996, A. KEPPLER
- 7116 SE: Alte Keller (2), 490, 520 m, 1996, A. KEPPLER
- 7117 SW: Großer Volzemer Stein, 690 m, 1996, A. KEPPLER
- 7117 SW: Conweiler Stein, 635 m, 22.5.1996
- 7117 SE: Angelstein (3), 480, 530 m, 22.5.1996
- 7215 NE: Wolfsschlucht bei Ebersteinburg (3), 350 m, 30.3.1996
- 7215 SW: Wasserfall E Varnhalt, spärlich, 290 m, 1999, M. AHRENS
- 7216 NW: Großes Loch (2), 700, 720 m, 3.4.1996
- 7217 NW: Kleiner Volzemer Stein, 680 m, 1996, A. KEPPLER
- 7217 SW: SW von Kleinenzshof, 630 m, 1996, A. KEPPLER
- 7218 NW: Burghalde bei Unterenlenghardt, 550 m, 12.5.1996
- 7218 NW: Katzenstein (2), 500 m, 12.5.1996

Abbildung 8. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Arkose-sandstein: Wolfsschlucht bei Ebersteinburg, Nordschwarz-wald, 7.4.1996.

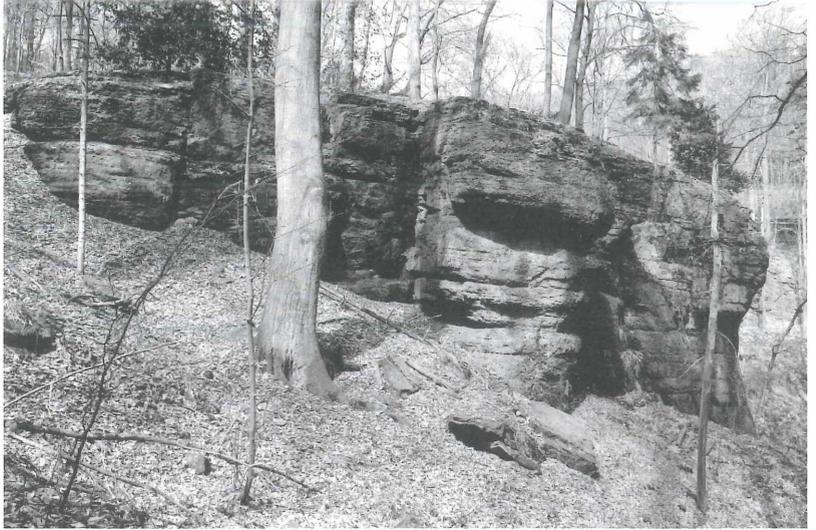
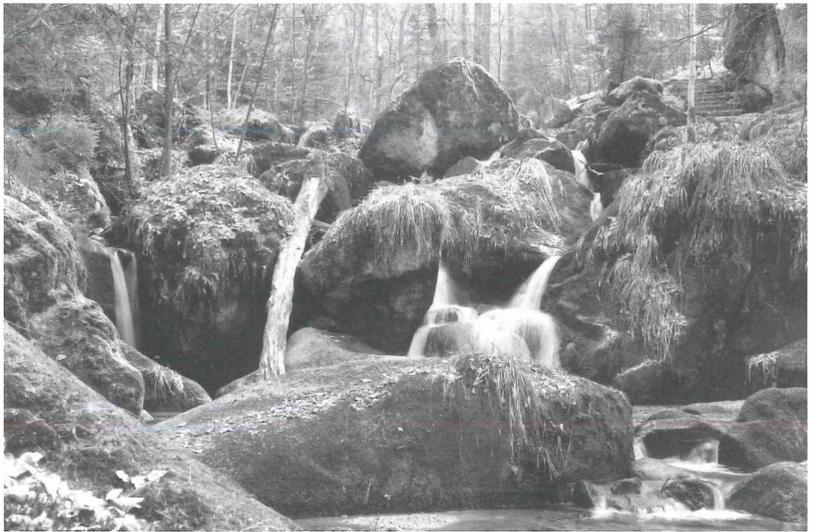


Abbildung 9. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Granit: Gertelbachschlucht bei Bühlertal, Nordschwarzwald, 11.3.1996.



- 7218 NW: Hexenfelsen, 500 m, 1996, A. KEPPLER
- 7218 NW: Steinbergfelsen, 485 m, 1996, A. KEPPLER
- 7218 NW: Bei Bad Liebenzell, 470, 480 m, 1996, A. KEPPLER
- 7218 SW: Bruderhöhle (5), 460, 480 m, 22.3.1996
- 7218 SW: Kuckucksfelsen, 420 m, 12.5.1996
- 7218 SW: Falkenstein und Umgebung (4), 510, 530 m, 1996, A. KEPPLER
- 7218 SW: Gimpelstein (2), 445 m, 12.5.1996
- 7315 NW: Gertelbach-Wasserfall (3), 480, 570 m, 11.3.1996
- 7316 NW: Sasbach-Tal, 450 m, 14.4.1997
- 7316 NW: Brittelbach-Tal, 450 m, 14.4.1997
- 7317 NE: Franzosenfels (5), 550, 560 m, 22.5.1996
- 7318 NW: Stubenfels (2), 450 m, 22.3.1996
- 7318 NW: nahe Beilstein (5), 500, 510 m, 1996, A. KEPPLER
- 7318 NW: Reinhardsfelsen (5), 420, 500 m, 1996, A. KEPPLER

- 7415 SE: Bärenfelsen, 810 m, 30.5.1996
- 7416 SW: Kanzel, 690 m, 24.5.1996
- 7416 SW: Pudelstein, 610 m, 24.5.1996

Mittlerer Schwarzwald

- 7514 SE: Heidenkirche, 750 m, 19.8.1996
- 7514 SE: Heidenstein, 750 m, 19.8.1996
- 7515 SE: Felsen nahe Sexauerhütte, 750 m, 31.3.1997
- 7613 NE: Bildsteine am Scheibenbuck, 460 m, 10.4.1997
- 7616 NW: Ehlenbogen, Häuslebauernhart, 690 m, 10.8.1997
- 7713 NW: Katzenhalde, 415 m, 29.5.1996
- 7713 SW: Bleichbach-Tal (3), 300, 350 m, 17.3.1996
- 7813 NW: Erzbuck, 390 m, 1.4.1997

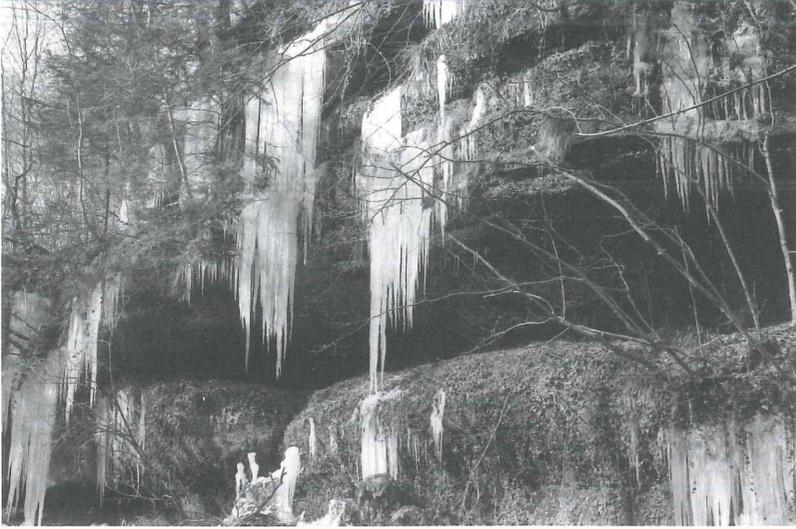


Abbildung 10. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten in einer bis zu 4 m tiefen Spalte im Buntsandstein: nahe „Grotte des Amoureux“ bei La Petite Pierre, Nordvogesen, 18.2.1994.



Abbildung 11. Wuchsort von *Trichomanes speciosum*-Gametophyten auf Buntsandstein: nahe „les Hauts Champs“, etwa 5 km westlich von St. Dié, Mittlere Vogesen, 19.3.1994.

Südschwarzwald

- 8112 SE: Schlucht des Langenbachs, 540 m, 15.11.1997
- 8212 NW: Quarzriff bei Badenweiler (3), 600 m, 20.4.1995
- 8313 NE: Hagemattgraben (Wehratal), 640 m, 22.4.1996
- 8313 NE: Wehratal, 510 m, 5.5.1996
- 8313 NE: Ehwaldweg, 480 m, 5.5.1996
- 8315 NE: Felsen am Schlüchtbach, 480 m, 5.5.1996

Nordvogesen

- Kartenblatt 3713 ET Pays de Bitche
- Environs de Bousseviller, NW/C6,C7 (5), 275 m, 24.11.1998
- Environs de Hanviller, NW/D6 (7), 310 m, 24.11.1998
- Cascade de Neubach et env., NW/E6 (4), 295 m, 24.11.1998
- Hinterfelsen bei Roppeviller, NE/E8, 340 m, 17.12.1998

- Quelle des Beberbaches, SW/I3, 300 m, 3.12.1998
- Cascades des Ondines, SW/I5, 365 m, 5.10.1998
- Chorfelsen, SW/I5, 375 m, 5.10.1998
- Krippenfelsen, SW/I5, 380 m, 5.10.1998
- Winterfelsen, SW/I5, 370m, 5.10.1998
- Felsen bei Hardt, SE/F10 (2), 300 m, 7.1.1999
- Großer Hundskopf et env., SE/G10 (5), 340 m, 17.12.1998
- Kohlberg, SE/G10 (2), 250-400 m, 7.1.1999
- Ransberg, SE/G10, G11 (3), 250-400 m, 7.1.1999
- bei Neudoerfel, SE/G11 (12), 370-410 m, 15.1.1999
- Lindenberg, SE/G11 (3), 380-430 m, 22.1.1999
- Kleiner Hundskopf, SE/G11 (8), 340 m, 1.12.1998
- Geierfelsen et env., SE/G11 (5), 330 m, 17.12.1998
- Hirschberg, SE/G11 (4), 240 m, 1.12.1998
- Schmalenberg, SE/G12 (3), 380-430 m, 22.1.1999

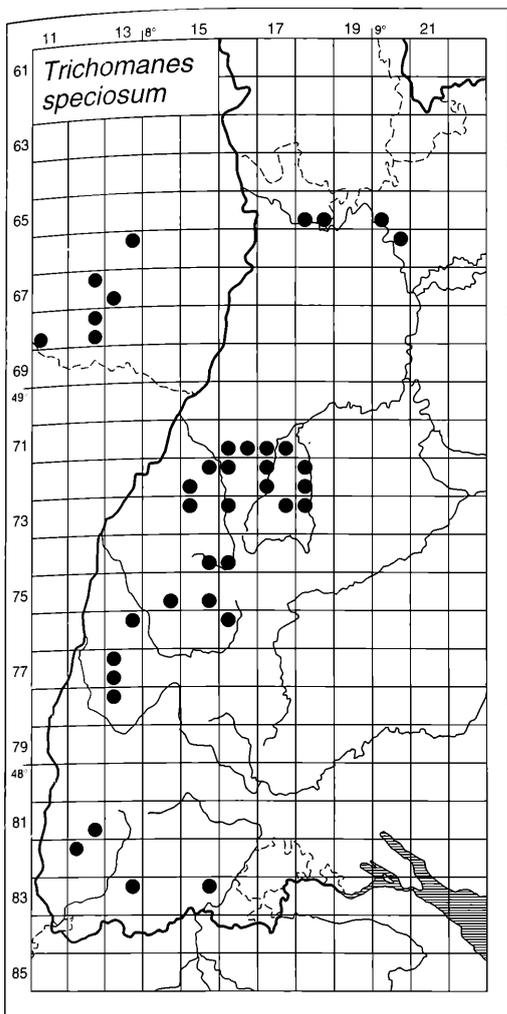


Abbildung 12. Verbreitung von *Trichomanes speciosum* auf der Basis von Viertel-Meßtischblättern in Südwestdeutschland. ● = Vorkommen von Gametophyten.

Steinbacher Wintersberg, SE/G12 (5), 380-430 m, 22.1.1999
 Fischerberg, SE/G12 (2), 380-430 m, 22.1.1999
 Schoeneck, SE/H12 (3), 400 m, 22.1.1999
 Falkenberg, SE/H10 (5), 415 m, 23.11.1993
 Modenberg, SE/H12 (3), 380-430 m, 22.1.1999
 Rocher de l'Homme, SE/H12 (3), 380-430 m, 22.1.1999

Kartenblatt 3814 ET Haguenau - Wissembourg
 Maimont, NW/B3 (2), 350 m, 18.5.1993
 Col du Langthtal, NW/C1, 230 m, 11.6.1994
 Arnsbourg, NW/C2, 330 m, 18.5.1993

Kartenblatt 3614 ET Sarre-Union - Phalsbourg
 N Neumatterkopf, NE/F9 (2), 250 m, 9.6.1994
 bei Heiligenmühle, NE/F9 (2), 240-280 m, 8.6.1994

Schierthorfsen, SE/G10 (5), 250 m, 30.11.1993; auch Blatt 3714 ET/I1.

Graufthal, SE/G10, 210 m, 3.8.1998; auch Blatt 3714 ET/I1.
 N Eschbourg, SE/G10, 280 m, 31.12.1993; auch Blatt 3714 ET/I1.

Grotte des Amoureux et env., SE/H10 (2), 210 m, 28.11.1993;
 auch Blatt 3714 ET/J2 u. Blatt 3715 OT/A9

Rocher de la Bande Noire, SE/H10 (3), 240 m, 19.8.1993;
 auch Blatt 3715 OT/A9

Kartenblatt 3714 ET La Petite Pierre

NE Meisenthal, NW/B4, 280 m, 17.11.1998

S Dannenbach, NW/F2, 260 m, 9.6.1994

Lattenberg, NE/A9, 240 m, 23.11.1998

Rocher de la Grenouille, SW/G3, 350 m, 2.11.1998

Linschwald, SW/H2, 360 m, 8.1.1994

Sprung, SW/H3, 330 m, 2.1.1994

W und SW Loosthal, SW/H3 (8), 360 m, 6.1.1994

Hundssprung, SW/H3, 400 m, 6.1.1994

Graufthal, SW/I2, 210 m, 3.8.1998, auch Blatt 3614 ET/G10.

Schierthorfsen, SW/I2 (5), 250 m, 30.11.1993; auch Blatt 3614 ET/G10

W Pottaschplatz, SW/I13 (4), 250 m, 26.12.1993

N Eschbourg, SW/I2, 280 m, 31.12.1993; auch Blatt 3614 ET/G10

Grotte des Amoureux et env., SW/I2 (2), 210 m, 28.11.1993;
 auch Blatt 3614 ET/H10 und Blatt 3715 OT/A9

M.F. Oberhof, SW/J3 (3), 240 m, 28.11.1993

S Wolfenhütte, SW/J3 (4), 250-300 m, 1.12.1993

Rocher des Hussards, SW/J3, 280 m, 28.11.1993

Thomasthal West, SW/J3 (7), 250 m, 21.11.1993

Thomasthal Nord, SW/J3 (11), 300 m, 2.12.1993

Kartenblatt 3715 OT Saverne - Sarrebourg

Grotte des Amoureux et env., NE/A9 (2), 210 m, 28.11.1993;
 auch Blatt 3614 ET/H10 und 3714 ET/I2

Rocher de la Bande Noire, NE/A9 (3), 240 m, 19.8.1993; auch Blatt 3614 ET/H10

Fallbaechel, NE/A10, B10 (2), 250 m, 11.6.1994

Stampfthal, NE/A10 (5), 230 m, 7.10.1994

Rocher des Faucons, NE/B10 (2), 320 m, 24.7.1993

Rocher des Dames, NE/B10, 350 m, 24.7.1993

Rocher du Sanglier, NE/B10, C10, 360 m, Juli 1993

Les Roches Plates, NE/B10, 370 m, 24.7.1993

Chapelle St. Michel, NE/B11, 400 m, Juli 1993

Mittlere Vogesen

Kartenblatt 3715 OT Saverne-Sarrebourg

Rocher des Faucons, NE/B10, 200 m, 27.11.1993

Rocher Gustave Orth, NE/C11 (7), 360 m, 24.7.1993

Brunnenfels, NE/D10, 390 m, 24.7.1993

Rappenfels, NE/D10, 375 m, 19.8.1993

Grotte St. Vit, NE/D10, 395 m, 24.7.1993

Greifenstein, NE/D10, 380 m, 24.7.1993

Pierre des Druides, NE/E10, 510 m, 4.11.1993

Grotte du Brotsch, NE/E10, 500 m, 4.11.1993

Rocher Huck, NE/E10, 450 m, 4.11.1993

Krappenfels, NE/E10, 460 m, 4.11.1993

Rappenfels, NE/D10, 380 m, 24.7.1993

Rehthal West, SW/F6, 340 m, 3.11.1994

Rehthal Ost, SW/F6, 380 m, 3.11.1994

Heidenschlossfels, SW/G7, 460 m, Juli 1993

Grotte Baldur, SW/G7 (2), 450 m, Juli 1993

Rocher des Corbeaux, SW/G7 (2), 470 m, Juli 1993

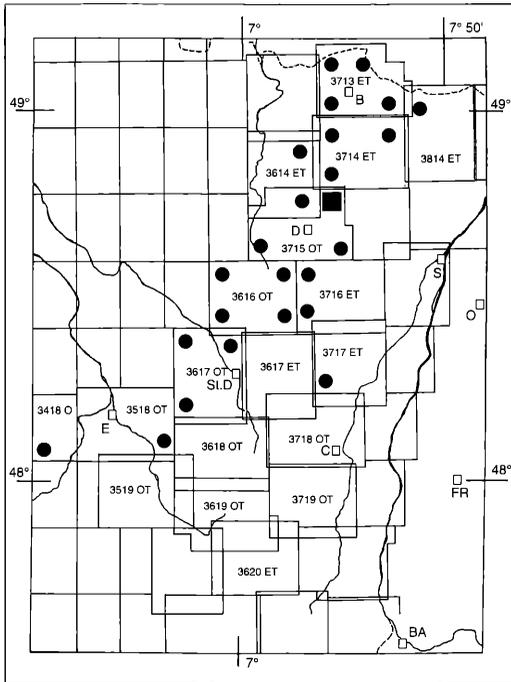


Abbildung 13. Verbreitung von *Trichomanes speciosum* in den Vogesen auf der Basis von Viertel-Kartenblättern. ● = Vorkommen von Gametophyten, ■ = Vorkommen von Gametophyten und Sporophyten. B = Bitche, D = Dabo, S = Strasbourg, St. D = St. Dié, E = Epinal, C = Colmar, O = Offenbourg, FR = Freiburg, BA = Basel.

Grotte St. Léon, SW/H5, 400 m, 2.8.1993
 Sinterthal-Netzenbach, SW/H6 (3), 400 m, 2.8.1993
 Roche de la Verrerie, SW/I4, 350 m, 2.8.1993
 Rocher de la Miche Pain, SW/I4, 350 m, 2.8.1993
 Soldatenkopf, SW/I5, 500 m, 3.2.1994
 W La Cense Manée, SW/J2, 300 m, 2.8.1993
 Les Quatre Chemins, SW/J4 (3), 430 m, 30.6.1993
 Grotte des Francs Tireurs, SE/E8 (2), 420 m, 24.7.1993
 Gibraltar, SE/E10, 470 m, 4.11.1993
 Falkenfelsen, SE/F7, 420 m, 8.5.1993
 Pfannenfels, SE/F8, 505 m, 7.8.1993
 Schoenfels, SE/F9, 490 m, 6.8.1993
 Gernsberg, SE/F9, 310 m, 6.8.1993
 Seebfels, SE/F9 (4), 510 m, 30.10.1993
 Schlossberg, SE/F10 (4), 570 m, 30.10.1993
 Rochers des Corbeaux, SE/G7 (3), 506 m, Juli 1993
 Sickerkopf, SE/G8, 505 m, Juli 1993
 Geissfels, SE/G10 (4), 610 m, 8.12.1993
 Feuerstein, SE/I7, 659 m, 24.5.1997
 Rocher Neveu, SE/I10 (4), 530 m, 5.12.1993
 W Wolfsthal, SE/J10, 570 m, 5.12.1993

Kartenblatt 3616 OT Le Donon

Rocher de la Fourchue Eau, NW/D6, 350 m, 22.9.1993
 Grotte des Bacelles, NE/A9, 460 m, 17.8.1993
 Belle Roche, NE/A9 (3), 500 m, 17.8.1993

Le Troup du Loup/Canceiey, NE/A10, 345 m, 15.7.1994
 Basse du Ru des Dames, NE/B7, B8, 350 m, 28.4.1994
 SW Kiboki, NE/B8, 360 m, 11.5.1994
 Debut et NE de la Basse du Houzard, NE/B8, 340 m, 14.10.1998
 Route de Halmoze, NE/B8, 420 m, 17.8.1993
 Haut du Bon Dieu le Chemin Rouge, NE/B9, 625 m, 11.8.1994
 Le Gros Sapin, NE/B10, 500 m, 1994
 Flancs du Grand Rougimont, NE/C8, 615 m, 14.10.1998
 Basse du Boeuf, NE/C8, 415 m, 31.5.1994
 Entre Basse du Houzard et Basse du Boeuf, NE/C8, 300 m, 17.10.1998
 Basse de la Verrerie, NE/C8, 360 m, 14.10.1998
 Basse du Mauvais, NE/E7, 400 m, 22.9.1993
 Scierie du Marquis, NE/E7 (2), 415 m, 11.5.1998
 Roches de Marie Fontaine, SW/G4, 495 m, 11.10.1998
 W Grotte des Poilus, SW/G5, 500 m, 11.10.1998
 Roches de la Pierre à Cheval, SW/G5, 565 m, 23.10.1998
 Roche Poirot, SW/H7, 650 m, 18.7.1993
 Vallon NE Scierie de Coichet, SW/I5, 480 m, 11.10.1998
 Roches SE de la Pierre Piquée, SW/I6, 530 m, 11.10.1998
 Nahe Sapin de Malfosse, SW/J4, 380 m, 11.10.1998; auch Blatt 3617 OT/B8
 Roche de Soudaine, SW/J5, 595 m, 20.10.1993; auch Blatt 3617 OT/B8
 Chapelle de Malfosse, SW/J5, 400 m, 20.10.1993; auch Blatt 3617 OT/B8
 Roches de Quérel, SW/J5, 620 m, 20.10.1993; auch Blatt 3617 OT/B8.
 La Patte d'Oie, SW/J5, 620 m, 6.7.1993; auch Blatt 3617 OT/B8.
 Roches Mère Henry, SW/J6, 670 m, 20.10.1993; auch Blatt 3617 OT/B9
 SE de la Maxe, SE/H10, 660 m, 9.11.1993

Kartenblatt 3716 ET Mont Ste-Odile

Cascade de Nideck, NW/C4, 450 m, 8.1.1994
 Rocher du Pfaffenlapp, NW/C5, 640 m, 25.10.1993
 Hahnenberg, NW/F5, 450 m, 13.8.1994
 Rocher de Grendelbruch, SW/F5, 615 m, 19.10.1993
 Breitsteige, SW/F6, 600 m, 2.1.1999

Kartenblatt 3617 OT St-Dié

Egimont, NW/G4, 450 m, 30.10.1993
 Haut de Thoné, NW/G5, 530 m, 30.10.1993
 Forêt de la Voivre, NW/G5, 580 m, 30.10.1993
 Roche de la Grande Basse, NE/B7, 530 m, 20.1.1994
 Nahe Sapin de Malfosse, NE/B8, 400 m, 7.7.1993; auch Blatt 3616 OT/J4
 Roche de Soudaine, NE/B8, 595 m, 20.10.1993; auch Blatt 3616 OT/J5
 Chapelle de Malfosse, NE/B8, 400 m, 20.10.1993, auch Blatt 3616 OT/J5
 Roches de Quérel, NE/B8, 620 m, 20.10.1993; auch Blatt 3616 OT/J5
 La Patte d'Oie, NE/B8, 620 m, 6.7.1993; auch Blatt 3616 OT/J5
 Roches Mère Henry, NE/B9, 670 m, 20.10.1993; auch Blatt 3616 OT/J6
 Roches du Chemont, NE/G6, 560 m, 14.10.1993
 Roche de Durand Pré, NE/G6, 500 m, 20.1.1994
 Roche de Bellefosse, NE/G6, 470 m, 20.1.1994
 Roche de Fossés, NE/G6, 650 m, 20.1.1994

Roche des Hauts Champs, NE/G6, 500 m, 20.1.1994
 Roche des Corbeaux, NE/F9, 690 m, 15.1.1994
 W Col de la Crénée, NE/F8, 400 m, 15.1.1994
 Tête de la Clochette, SW/K4, 610 m, 26.4.1998

Kartenblatt 3717 ET Sélestat - Ribeauvillé
 Roche du Cheval Tombé, SW/G2, 650 m, 17.5.1997
 Rocher de la Salière, SW/G2, 650 m, 17.5.1997
 Roche des Fées, SW/G2, 750 m, 17.5.1997
 Rocher du Coucou, SW/G3, 800 m, 22.4.1997

Südvogesen

Kartenblatt 3518 OT Epinal
 Tête des Cuveaux, SE/H12, 740 m, 31.3.1998

Kartenblatt 3418 O Dompierre
 Pierre des Chevaux, SW, 340 m, 4.4.1997

Danksagung

Herr ARTHUR KEPLER, Schömburg, teilte uns mehrere Fundstellen von *Trichomanes*-Gametophyten im Raum Calw mit; ein weiterer Fund geht auf Herrn Dr. MATTHIAS AHRENS (Ettlingen) zurück. Herr Dipl.-Biol. JÜRGEN EICH, Institut für Biologie III der Universität Freiburg, unterstützte uns bei den Photosynthese-Messungen, Herr Dipl.-Biol. KARSTEN HORN, Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, besorgte uns wichtige Literatur; Herr Dr. MICHAEL ZINK, Kaiserslautern, verfasste die englischsprachige Kurzfassung. Herr Prof. Dr. ARNO BOGENRIEDER, Institut für Biologie II der Universität Freiburg, hat uns jederzeit bereitwillig beraten. Für diese Hilfen danken wir sehr.

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.
 BRAUN, J. (Hrsg.) (1981): *Guide des Vosges, Aspects et Caractères Alsace et Lorraine*. – Bd. 1; Club Vosgien; Strasbourg.
 BUJNOCH, W. (1995): Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 11. Nachtrag. – *Dendrocopos*, **22**: 203-210; Trier.
 BUJNOCH, W. (1996): Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 12. Nachtrag. – *Dendrocopos*, **23**: 228-233; Trier.
 BUJNOCH, W. (1997): Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 13. Nachtrag. – *Dendrocopos*, **24**: 137-142; Trier.
 BUJNOCH, W. (1998): Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 14. Nachtrag. *Dendrocopos*, **25**: 279-282; Trier.
 BUJNOCH, W. & KOTTKE, U. (1994): Der Gametophyt von *Trichomanes speciosum* WILLD. im Regierungsbezirk Trier. – *Dendrocopos*, **21**: 225-230; Trier.
 FARRAR, D. R. (1967): Gametophytes of four tropical fern genera reproducing independently of their sporophytes in the southern Appalachians. – *Science*, **155**: 1266-1267; New York.
 FARRAR, D. R. (1985): Independent fern gametophytes in the wild. – *Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, **86** B: 361-369; Edinburgh.
 FERRARINI, E. (1977): Un antico relitto atlantico ai piedi delle Alpi Apuane: *Trichomanes speciosum* WILLD., entità nuova per la flora italiana. – *Giorn. Bot. Ital.*, **111**: 171-177; Firenze.

Geologisches Landesamt (Hrsg.) (1954): Geologische Übersichtskarte von Südwestdeutschland im Maßstab 1:600000. – Stuttgart.
 GEYER, O. & GWINNER, M. (1986): *Geologie von Baden-Württemberg*. – 3. Aufl., 472 S.; Stuttgart.
 HORN, K. (1998): Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae, Pteridophyta) im südlichen Niedersachsen und angrenzenden Landesteilen von Hessen und Thüringen. – *Braunschw. naturkd. Schr.*, **5** (3): 705-728; Braunschweig.
 HORN, K. & ELSNER, O. (1997): Neufunde von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in Unter- und Oberfranken. – *Ber. Naturf. Ges. Bamberg*, **71**: 53-68; Bamberg.
 HUCK, S. (1997): Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in Hessen – Hess. *Flor. Br.*, **46** (2): 28-30; Darmstadt.
 JALAS, J. & SUOMINEN, J. (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; 121 S.; Helsinki.
 KAPPEN, L. (1965): Untersuchungen über die Widerstandsfähigkeit der Gametophyten einheimischer Polypodiaceen gegenüber Frost, Hitze und Trockenheit. – *Flora*, **156** (A): 101-115; Jena.
 KIRSCH, H. & BENNETT, H. W. (1996): Erstnachweis von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) in Bayern. – *Nachr. Naturwiss. Mus. Aschaffenburg*, **103**: 119-133; Aschaffenburg.
 METZ, R., RICHTER, M. & SCHÜRENBERG, H. (1957): Die Blei-Zink-Erzgänge des Schwarzwaldes. – *Beih. geol. Jb.*, **29**: 196-202; Hannover.
 PRELLI, R. & BOUDRIE, M. (1992): *Atlas écologique des fougères et plantes alliées*. – 196 S.; Lechevalier, Paris.
 RASBACH, H., RASBACH, K. & JÉRÔME, C. (1993): Über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) in den Vogesen (Frankreich) und dem benachbarten Deutschland. – *Carolinaea*, **51**: 51-52; Karlsruhe.
 RASBACH, H., RASBACH, K. & JÉRÔME, C. (1995): Weitere Beobachtungen über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* WILLD. in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland. – *Carolinaea*, **53**: 21-32, Taf. 1-2; Karlsruhe.
 RUMSEY, F. J., JERMY, A. C. & SHEFFIELD, E. (1998 a): The independent gametophytic stage of *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae), the Killarney Fern and its distribution in the British Isles. – *Watsonia*, **22**: 1-19; London.
 RUMSEY, F. J., RUSSELL, S. J., JI, J., BARRETT, J. A. & GIBBY, M. (1996): Genetic variation in the endangered filmy fern *Trichomanes speciosum* WILLD. – In: CAMUS, J. M., GIBBY, M. & JOHNS, R. J. (eds.): *Pteridology in Perspective*: 161-165. Royal Botanic Gardens; Kew.
 RUMSEY, F. J., SHEFFIELD, E. & FARRAR, D. R. (1990): British filmy-fern gametophytes. – *Pteridologist*, **2** (1): 40-42; London.
 RUMSEY, F. J. & SHEFFIELD, E. (1996): Inter-generational ecological niche separation and the "independent gametophyte" phenomenon. – In: CAMUS, J. M., GIBBY, M. & JOHNS, R. J. (eds.): *Pteridology in Perspective*: 563-570. Royal Botanic Gardens; Kew.
 RUMSEY, F. J., VOGEL J. C., RUSSELL, S. J., BARRETT, J. A. & GIBBY, M. (1998 b): Climate, Colonisation and Celibacy: Population structure in Central European *Trichomanes spe-*

- ciosum* (Pteridophyta). – Bot. Acta, **111**: 481-489; Stuttgart, New York.
- RUMSEY, F. J., VOGEL, J. C., RUSSELL, S. J., BARRETT, J.A. & GIBBY, M. (1999): Population structure and conservation biology of the endangered fern *Trichomanes speciosum* WILLD. (Hymenophyllaceae) at its northern distributional limit. – Biol. J. Linn. Soc, **66** (3): 333-344; London.
- SCHÖTTLE, M. (1984): Geologische Naturdenkmale im Regierungsbezirk Karlsruhe. – Beih. Veröffentl. Naturschutz Landschaftspf. Bad.-Württ., **38**: 171 S.; Karlsruhe.
- 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.
- WAGNER, W. H. jr., & EVERS, R. A. (1963): Sterile prothallial clones (*Trichomanes?*) locally abundant on Illinois sandstones. – Amer. J. Bot., **50** (6, 2): 623; Washington.

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: 1999

Band/Volume: [57](#)

Autor(en)/Author(s): Rasbach Helga, Rasbach Kurt, Jérôme Claude, Schropp Gabriel

Artikel/Article: [Die Verbreitung von *Trichomanes speciosum* Willd. \(Pteridophyta\) in Südwestdeutschland und in den Vogesen 27-42](#)