

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 42	Fasc. 1	125–148	29. 7. 2002
------------------------	---------	---------	---------	-------------

***Diphasiastrum oellgaardii* STOOR & al. (Lycopodiaceae, Pteridophyta), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich**

Von

Karsten HORN* und H. Wilfried BENNERT**

Mit 4 Abbildungen

Eingelangt am 11. März 2002

Key words: *Pteridophyta*, *Lycopodiaceae*, *Diphasiastrum oellgaardii*. – Isozymes, morphology, ecology. – Flora of Bohemian Forest, Austria, Europe

Summary

HORN K. & BENNERT H. W. 2002. *Diphasiastrum oellgaardii* STOOR & al. (Lycopodiaceae, Pteridophyta), a Flat-branched clubmoss species new for the flora of Austria. – *Phyton* (Horn, Austria) 42(1): 125–148, 4 figures. – German with English summary.

It was not earlier than in 1996 that the Flat-branched clubmoss *Diphasiastrum oellgaardii* was described as a new species based on plant material from the Vosges Mountains in France. In the same year it was discovered also in Austria. *D. oellgaardii* was found on a skiing track in the Austrian part of the Bohemian Forest, where it is associated with the other five central European *Diphasiastrum* species. The identity of the Austrian plants is confirmed by means of isoenzyme analyses. The differences to the morphologically similar species *D. issleri* (ROUY) HOLUB are compiled in a table; of diagnostic importance are the length of the ventral leaf as well as its size in relation to shoot width and internode length. The ecological and phytosociological behaviour of the Austrian population (in open, low growing grassland on shallow, acid and nitrogen poor pionier habitats, associated with *Festuca nigrescens*, *Calamagrostis villosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum juniperinum* a. o.) is very similar to colonies found in other regions of central Europe. It

* Karsten HORN, Maria-Gebbert-Straße 17, D-91080 Uttenreuth, Deutschland; e-Mail: horn.karsten@t-online.de

** Prof. Dr. H. Wilfried BENNERT, Spezielle Botanik, Ruhr-Universität Bochum, Universitätsstraße 150, D-44801 Bochum, Deutschland; e-Mail: wilfried.bennert@ruhr-uni-bochum.de

is suggested that *D. oellgaardii* should be classified as critically threatened (category 1) in a new edition of the Red Data Book of Austria.

Zusammenfassung

HORN K. & BENNERT H. W. 2002. *Diphasiastrum oellgaardii* STOOR & al. (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich. – *Phyton* (Horn, Austria) 42(1): 125–148, 4 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Diphasiastrum oellgaardii ist ein Flachbärlapp, der erst 1996 aus den Vogesen (Frankreich) als neue Art beschrieben wurde. Im selben Jahr wurde er auch in Österreich entdeckt. *D. oellgaardii* konnte auf einer Skipiste im österreichischen Teil des Böhmerwaldes nachgewiesen werden, wo die Art zusammen mit den fünf anderen mitteleuropäischen *Diphasiastrum*-Arten wächst. Die Identität der Pflanzen wird mit Hilfe von Isoenzymanalysen bestätigt. Merkmale zur morphologischen Abgrenzung gegenüber der ähnlichen Art *D. issleri* (ROUY) HOLUB sind in einer Tabelle zusammengestellt; diagnostisch wichtig sind die Länge des Ventralblattes sowie seine Größe relativ zur Sprossbreite und Internodienlänge. Das ökologische und pflanzensoziologische Verhalten der österreichischen Population (in lückigen, niedrigwüchsigen Rasen auf flachgründigen, sauren und stickstoffarmen Pionierstandorten, begleitet von *Festuca nigrescens*, *Calamagrostis villosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Polytrichum commune*, *Polytrichum juniperinum* u. a.) entspricht dem anderer Vorkommen in Mitteleuropa. Für eine zukünftige Neufassung der Roten Liste Österreichs wird eine Einstufung von *D. oellgaardii* in die Kategorie „1“ (vom Aussterben bedroht) vorgeschlagen.

1. Einleitung

Die Gattung *Diphasiastrum* umfaßt in Europa eine Gruppe mehrerer, vermutlich recht nahe verwandter Sippen, die wegen ihrer beträchtlichen (überwiegend standortbedingten) morphologischen Plastizität und ihrer ausgeprägten Neigung zur Hybridenbildung taxonomisch nicht einfach zu gliedern ist (vgl. ARDELMANN & al. 1995, HORN 1997). Erst in den letzten Jahrzehnten setzte sich die Auffassung durch, dass drei Basisarten, *D. alpinum* (L.) HOLUB, *D. complanatum* (L.) HOLUB und *D. tristachyum* (PURSH) HOLUB, existieren, die morphologisch gut voneinander abgrenzbar sind und die in ihren ökologischen Ansprüchen deutlich voneinander abweichen. Dies kommt auch in den Unterschieden bei den Arealbildern und der Höhenamplitude zum Ausdruck. Zwischenarten, die mit großer Wahrscheinlichkeit hybridogenen Ursprungs sind, vermitteln zwischen je zwei der Ausgangsarten. Für eine solche Interpretation sprechen nicht nur die intermediäre Morphologie und das ökologische Verhalten der Zwischenarten, sondern auch isoenzymatische Befunde (STOOR 1994, STOOR & al. 1996). Während unumstritten ist, dass *D. zeilleri* (ROUY) HOLUB von *D. complanatum* und *D. tristachyum* abstammt, wird der Ursprung von *D. issleri* (ROUY) HOLUB seit langem kontrovers diskutiert (vgl. HORN 1997). Vor allem auf Grund isoenzymatischer Daten gibt es allerdings kaum noch

Zweifel daran, dass *D. issleri* die Zwischenart zwischen *D. alpinum* und *D. complanatum* repräsentiert (STOOR 1994, STOOR & al. 1996). Die dritte Zwischenart, die das Bindeglied zwischen *D. alpinum* und *D. tristachyum* darstellt, wurde erst vor wenigen Jahren eindeutig identifiziert und als *D. oellgaardii* neu beschrieben (vgl. STOOR & al. 1996, HORN 1997).

Vor allem die Zwischenarten sind oftmals schwierig zuzuordnen, da sie morphologisch sehr variabel sind und sich in Abhängigkeit vom Standort (insbesondere der Lichtfaktor spielt eine Rolle) der einen oder der anderen Elternart annähern können. Die Verbreitungsangaben in der floristischen Literatur bedürfen daher einer Revision und sollten nicht unkritisch übernommen werden.

Für Österreich liegen geprüfte Daten über die Verbreitung der Flachbärlapp-Arten bislang nur teilweise vor. Inzwischen ist im Rahmen der Bearbeitung der Gattung *Diphasiastrum* für die in Vorbereitung befindliche mehrbändige „Flora von Österreich“ eine kritische Revision von Herbarbelegen erfolgt; diese Ergebnisse sind eine wichtige Datengrundlage für Verbreitungskarten, auf denen historische und aktuelle Nachweise zusammenfassend dargestellt werden sollen (TRIBSCH & HORN in Vorb.).

Aus Österreich waren bis vor kurzem lediglich drei (*D. alpinum*, *D. complanatum* und *D. issleri*) der sechs mitteleuropäischen Flachbärlapp-Arten bekannt (vgl. ADLER & al. 1994). Zwei weitere Arten, *D. tristachyum* und *D. zeilleri*, wurden erst vor wenigen Jahren eindeutig für die Flora von Österreich nachgewiesen (KRAML & LINDBICHLER 1997, PROCHÁZKA & KUBÁT 1998). Der Fundort beider Flachbärlappe liegt auf einer Skipiste im oberösterreichischen Teil des Böhmerwaldes (Osthang des Zwieselberges, Hochfichtgebiet); sie sind dort mit *D. alpinum*, *D. issleri* und *D. complanatum* vergesellschaftet.

Während einer Exkursion im Oktober 1996 demonstrierte F. PROCHÁZKA einem der beiden Autoren (K.H.) diese reiche Bärlapp-Fundstelle. Hierbei konnten alle fünf oben genannten *Diphasiastrum*-Arten in ausgedehnten Beständen beobachtet und die Bestimmungen der tschechischen Kollegen bestätigt werden. Auf dieser Exkursion wurden sämtliche *Diphasiastrum*-Bestände gründlich überprüft und dabei auch *D. oellgaardii* an insgesamt drei Wuchsstellen nachgewiesen. Mit diesem Fund sind alle sechs mitteleuropäischen Flachbärlapp-Arten für die österreichische Flora belegt.

Zwischenzeitlich konnten auch die tschechischen Botaniker F. PROCHÁZKA, A. PAVLÍČKO und J. HARČARIK bei einer weiteren Exkursion ins Hochfichtgebiet am 12.9.1998 *D. oellgaardii* am Zwieselberg sammeln (vgl. PROCHÁZKA 1999, PROCHÁZKA & HARČARIK 1999).

Im Juli 1998 wurde der Fundort im Hochfichtgebiet erneut aufgesucht, um Daten zur Standortökologie und zur Vergesellschaftung zu erheben sowie Pflanzenproben für gelelektrophoretische Isoenzymanalysen zu sammeln. Eine dritte Exkursion erfolgte im Juli 1999.

2. Material und Methodik

Für die Isoenzymanalysen wurden kleine Proben (ca. 0,2 g) aller sechs Flachbärlapp-Arten im Gelände gesammelt (Tab. 1). Untersucht wurde das Enzymsystem Esterase (EST, E.C. 3.1.1-), mit dessen Hilfe sich alle Arten eindeutig zuordnen lassen (vgl. STOOR 1994, STOOR & al. 1996). Die Proben wurden mit Hilfe eines Phosphat-Aufschlußpuffers gemörsernt und unter Verwendung eines 12,5%igen Stärkegeles und eines Borat-Puffers (modifiziert nach SOLTIS & al. 1983) analysiert; methodische Einzelheiten sind bei STOOR & al. 1996 beschrieben.

Neben allgemeinen standortökologischen Parametern (Meereshöhe, Exposition, Inklination, relativer Lichtgenuß) wurden folgende bodenkundlichen Kennwerte ermittelt: die Bodenart (mittels der Fingerprobe), die Feuchtigkeitsverhältnisse (die Abschätzung bezieht sich auf längerfristige Bedingungen am Wuchsort und wurde im Gelände vorgenommen), der pH-Wert (mit einer Einstabmeßelektrode in 0,01 M CaCl_2 an einer Bodenprobe aus 2–8 cm Tiefe) sowie Stickstoffgehalt, Kohlenstoffgehalt und das C/N-Verhältnis. Die C- und N-Messungen erfolgten an einer luft-trockenen, gesiebten und homogenisierten Probe aus 2–8 cm Tiefe (A_h -Horizont) mit Hilfe eines Elementaranalysators (Vario EL der Fa. Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau).

Die Vergesellschaftung wurde mittels pflanzensoziologischer Aufnahmen nach der Methode von BRAUN-BLANQUET 1964 dokumentiert, unter Verwendung einer verfeinerten Artmächtigkeitsskala nach REICHELT & WILMANN 1973 in Anlehnung an BARKMAN & al. 1964.

Die verwendete Nomenklatur richtet sich bei den Gefäßpflanzen nach WISSKIRCHEN & HAEUPLER 1998, bei den Moosen nach KOPERSKI & al. 2000 und bei den Flechten nach SCHOLZ 2000.

3. Abstammung und Morphologie von *Diphasiastrum oellgaardii*

3.1. Morphologische Merkmale und die Abgrenzung von *D. issleri*

Mehrere Autoren (WRABER 1962a, b; PROCHÁZKA 1965, 1966; PACYNA 1972; KUBÁT 1974) haben in der Vergangenheit darauf hingewiesen, dass bestimmte Formen von „*D. issleri*“ stärker *D. complanatum*, andere mehr *D. tristachyum* ähneln. Lediglich HOLUB 1975, ØLLGAARD 1985 sowie

Tabelle 1.

Verzeichnis des untersuchten Pflanzenmaterials aus dem Hochfichtgebiet;
Ho = Herbarium Karsten HORN.

Art	Anzahl der Isoenzymproben	Herbarbelege
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	2	Ho 98/091
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	2	Ho 98/092
<i>Diphasiastrum issleri</i>	2	Ho 98/093
<i>Diphasiastrum oellgaardii</i>	3	Ho 96/060, 98/094
<i>Diphasiastrum tristachyum</i>	2	Ho 98/095
<i>Diphasiastrum zeilleri</i>	2	Ho 98/096

WAGNER & al. 1985 folgerten daraus, dass zwei unterschiedliche hybridogene Sippen existieren würden, die zwar beide von *D. alpinum* abstammten, deren zweiter Elter jedoch *D. complanatum* bzw. *D. tristachyum* sein müsste. HOLUB 1975 führte die zu *D. tristachyum* tendierende Zwischenart unter dem Arbeitsnamen „*D. pseudo-issleri*“, während ØLLGAARD 1985 sowie WAGNER & al. 1985 die Hybridformel *D. alpinum* × *D. tristachyum* verwendeten.

Nur durch eine Analyse des Typusbeleges von *D. issleri* war zu klären, für welche der beiden Sippen der Name *D. issleri* verwendet werden darf. Basierend auf morphologischen Studien des Typusmaterials haben mehrere Autoren (z. B. HOLUB 1975, ØLLGAARD 1985, JERMY 1989) postuliert, dass der zweite Elter von *D. issleri* *D. complanatum* sein müsse. Nach Wiederentdeckung der Typuslokalität von *D. issleri* (Tanneck in den Vogesen) ergab sich die Möglichkeit, auch Isoenzym-Analysen durchzuführen. Sie belegen, dass *D. issleri* als Zwischenart zwischen *D. alpinum* und *D. complanatum* anzusehen ist (STOOR 1994, STOOR & al. 1996). An der Entstehung der anderen Zwischenart ist zwar ebenfalls *D. alpinum*, als zweiter Elter jedoch *D. tristachyum* beteiligt; sie wurde 1996 als *D. oellgaardii* beschrieben (STOOR & al. 1996). Damit liegt nunmehr ein schlüssiges Konzept zur systematischen Gliederung der Gattung *Diphasiastrum* in Mitteleuropa vor (vgl. auch HORN 1997).

Da *D. issleri* und *D. oellgaardii* mit *D. alpinum* als gemeinsamem Elter zur Hälfte genetisch übereinstimmen, ist ihre morphologische Ähnlichkeit nicht weiter verwunderlich. Ihre Identifizierung wird noch zusätzlich erschwert durch die bei allen Flachbärlappen vorkommende beträchtliche morphologische Plastizität, die vor allem in Abhängigkeit von standörtlichen Gegebenheiten zu beobachten ist (vgl. RAUSCHERT 1967, ARDELMANN & al. 1995, HORN 1997). Insbesondere der Lichtgenuss hat auf die Wuchsform der Sprossbüschel und die Blattmorphologie einen prägenden Einfluss. Bei allen sechs Flachbärlapp-Arten sind neben „typischen“ Formen auch Sonnen- bzw. Schattenformen bekannt (HORN 1997). Solche standörtlichen Modifikanten, insbesondere die der Zwischenarten, lassen sich nur bei genauer Kenntnis der Variationsbreite aller Sippen sicher ansprechen.

Von den Zwischenarten ist *D. zeileri* recht gut kenntlich, während die Unterscheidung zwischen *D. issleri* und *D. oellgaardii* oftmals schwierig ist, da beide Arten mit *D. alpinum* einen gemeinsamen Elter haben, der mit seiner Morphologie (gestieltes und geknietes Ventralblatt, Lateralblätter zur Sprossunterseite umgebogen) deutlich von den übrigen beiden mitteleuropäischen Hauptarten der Gattung abweicht. Allerdings lassen sich auch diese beiden Sippen bei entsprechender Erfahrung schon anhand ihrer Morphologie im Gelände und (etwas schwieriger) auch im Herbar ansprechen. Einen ersten Hinweis gibt bereits der Gesamthabitus. Während *D. issleri* in der Regel Merkmale von *D. complanatum* zeigt (locker

und langästig verzweigte Sprossbüschel, Sprossmorphologie zwischen den Elternarten vermittelnd), weist *D. oellgaardii* neben einer zwischen den Elternarten stehenden Sprossmorphologie einen eher an *D. tristachyum* erinnernden Habitus auf und besitzt trichterförmige, relativ dichte Sprossbüschel.

In Tab. 2 sind die wichtigsten morphologischen Merkmale beider Arten gegenübergestellt. Abb. 1 zeigt vergleichend sterile Sprossabschnitte beider Sippen in Ventral- und Dorsalansicht. Die zuverlässigsten Merkmale sind die Länge des Ventralblattes sowie seine Größe relativ zur Sprossbreite und Internodienlänge. Allerdings sollten alle verfügbaren Merkmale für eine Bestimmung berücksichtigt werden. Einen dichotomen Bestimmungsschlüssel und eine Merkmalstabelle für sämtliche mitteleuropäischen Arten sowie eine alle sechs Arten umfassende Ikonographie wird ein „Kritischer Bestimmungsschlüssel für die Flachbärlapp-Arten Mitteleuropas“ (HORN & TRIBSCH in Vorb.) bieten.

3.2. Isoenzymanalysen

In einer umfassenden Studie mitteleuropäischer Flachbärlappe hat STOOR 1994 insgesamt 15 Isoenzyme [Aspartat-Aminotransferase (AAT), Aconitase (ACO), Saure Phosphatase (ACP), Aldolase (ALD), Esterase

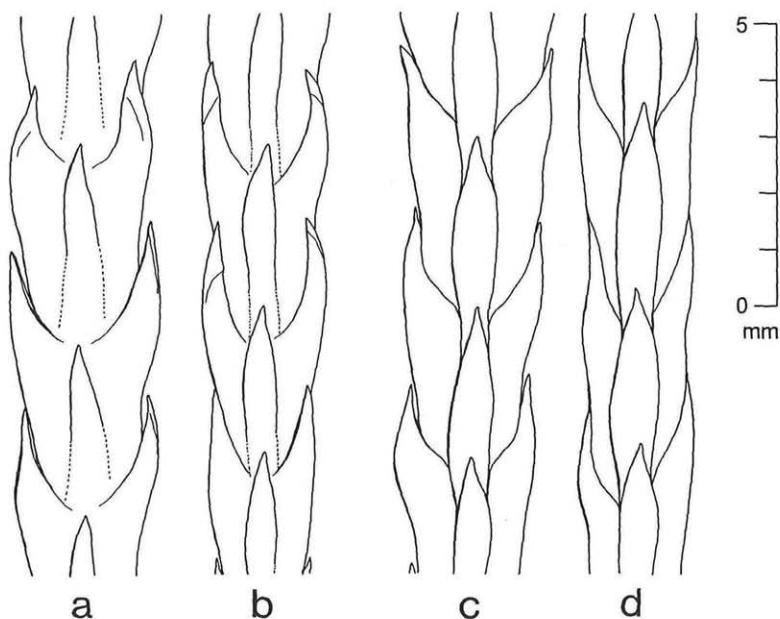


Abb. 1. Sterile Sproßabschnitte von *Diphysastrum issleri* und *D. oellgaardii* im Vergleich – Ventralansicht von *D. issleri* (a) und *D. oellgaardii* (b) sowie Dorsalansicht von *D. issleri* (c) und *D. oellgaardii* (d). – Zeichnung: M. SCHMID.

Tabelle 2.
Morphologischer Vergleich zwischen *Diphasiastrum issleri* und *D. oellgaardii*.

Merkmal	<i>Diphasiastrum issleri</i>	<i>Diphasiastrum oellgaardii</i>
Ventralblätter	ungestielt und am Grund am breitesten, anliegend bis schwach absteigend, im Umriss ein gleichschenkeliges Dreieck bildend (1,2-) 1,5-2,5 (-3,0) mm lang, 0,4-0,7 mm breit am Grund $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{4}$ $\times$ so breit wie der gesamte Spross etwa $\frac{2}{3}$ $\times$ so lang wie die Internodien, den Ansatz des nächsten Ventralblattes maximal erreichend	meist schwach gestielt und kurz über dem Grund (selten am Grund) am breitesten, anliegend (1,5-) 2,0-3,0 (-4,0) mm lang, 0,4-0,6 (-0,8) mm breit am Grund etwa $\frac{1}{3}$ $\times$ so breit wie der gesamte Spross mindestens so lang wie die Internodien, den Ansatz des nächsten Ventralblattes oft überragend
Dorsalblätter	lanzettlich 2,5-3,5 (-4,0) mm lang, 0,5-0,8 (-1,0) mm breit etwa $\frac{2}{3}$ $\times$ so breit wie die Lateralblätter	lanzettlich 2,0-4,0 (-5,0) mm lang, 0,6-0,8 mm breit etwa so breit wie die Lateralblätter
Internodien	(1,5-) 1,8-3,5 (-4,5) mm lang	(1,5-) 2,0-3,0 (-4,0) mm lang
Sprosse	abgeflacht und oft dreikantig, deutlich anisophyll und dorsiventral verschieden (1,5-) 2,0-3,0 (-3,5) mm breit graugrün (im Schatten grasgrün), unterseits schwach bis deutlich blaugrau bereift (Bereifungsgrad lichtabhängig)	schwach abgeflacht, meist dreikantig bis selten rundlich, fast isophyll beblättert (1,2-) 1,5-2,0 (-3,0) mm breit grau- bis blaugrün, unterseits meist deutlich bereift (Bereifungsgrad lichtabhängig)
Kriechspross	oberirdisch oder sehr flach (wenige cm) unterirdisch	oberirdisch oder sehr flach (wenige cm) unterirdisch
Wuchsform und Größe der Sprossbüschel	locker und längstig verzweigt, rosettenartig niederliegend bis aufsteigend wachsend (abhängig vom Lichteinfall am Wuchsort) (5-) 8-20 cm hoch	trichterförmige, relativ dichte Sprossbüschel, rosettenartig niederliegend bis aufsteigend wachsend (abhängig vom Lichteinfall am Wuchsort) (5-) 8-20 cm hoch
Strobili	einzeln oder zu zweit sitzend bis kurz (bis 2,5 cm lang) gestielt Strobili (1,0-) 1,5-2,5 (-3,0) cm lang	einzeln oder in Gruppen bis zu drei in der Regel sitzend, selten kurz (bis 1,5 cm lang) gestielt Strobili (1,0-) 1,5-3,0 (-3,5) cm lang

(EST), Fructose-1,6-bisphosphat-Phosphatase (F-1,6-BP), Glutamat-Dehydrogenase (GDH), Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G-6-PDH), Isocitrat-Dehydrogenase (IDH), Malat-Dehydrogenase (MDH), Malat-Enzym (ME), 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD), Phosphoglucose-Isomerase (PGI), Phosphogluco-Mutase (PGM), Shikimat-Dehydrogenase (SDH)] darstellen können. Davon waren 5 [Saure Phosphatase (ACP), Aldolase (ALD), Glutamat-Dehydrogenase (GDH), Malat-Dehydrogenase (MDH), 6-Phosphogluconat-Dehydrogenase (6-PGD)] monomorph, zeigten also keinerlei Variabilität und sind damit für die Sippenidentifizierung nicht zu verwenden. Lediglich bei zwei Isoenzymen [Esterase (EST) und Phosphoglucose-Isomerase (PGI)] gab es zwischen den Ausgangsarten größere Unterschiede, die es erlauben, die Verwandtschaftsverhältnisse zu bewerten.

Die Esterase zeigt sippenspezifische Bandenmuster und ist daher für systematische Zwecke besonders geeignet (Abb. 2). Da die genaue Anzahl der Loci unbekannt ist, können die Zymogramme allerdings nicht genetisch interpretiert werden. Während sich *D. alpinum* und *D. tristachyum* lediglich durch eine Bande unterscheiden, weicht *D. complanatum* stärker

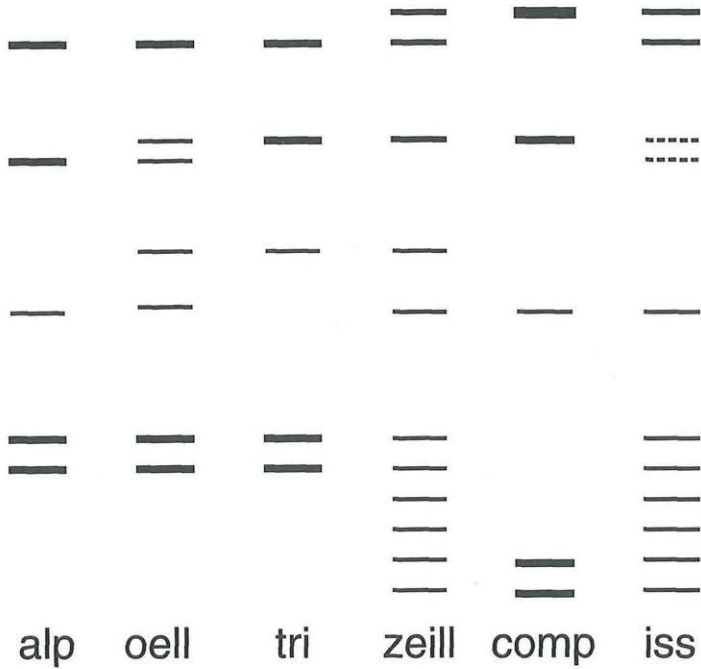


Abb. 2. Esterase-Bandenmuster der sechs *Diphysastrum*-Arten vom Zwieselberg. – alp. = *D. alpinum*, comp. = *D. complanatum*, iss. = *D. issleri*, oell. = *D. oellgaardii*, tri. = *D. tristachyum*, zeill. = *D. zeilleri*.

ab und weist eine anodennahe (also schnell laufende Bande) und zwei anodenferne (besonders langsam laufende) Banden auf, die den beiden anderen Ausgangsarten fehlen. Die hybridogene Abstammung der Zwischenarten zeigt sich deutlich in ihren Zymogrammen, die sich aus der Addition der Muster der jeweiligen mutmaßlichen Elternarten ergeben. So zeigt *D. oellgaardii* zwei mittelschnelle Banden, von denen offensichtlich die langsamere von *D. alpinum*, die schnellere von *D. tristachyum* abstammt. Die beiden übrigen Zwischenarten, *D. zeilleri* und *D. issleri*, fallen durch eine erhöhte Anzahl von Banden auf und zeigen als einzige zwei schnell laufende Banden (statt einer einzigen) sowie eine Gruppe von eng zusammenliegenden Banden im anodenfernen Bereich. Diese besteht aus insgesamt 6 Banden mit etwas schwächerer Aktivität. Entstanden ist dieses Muster offensichtlich durch die beiden annodennahen Doppelbanden von *D. complanatum* einerseits (dieser Flachbärlapp ist ein Elter von *D. zeilleri* und *D. issleri*) sowie andererseits von *D. alpinum* (zweiter Elter von *D. issleri*) bzw. *D. tristachyum* (zweiter Elter von *D. zeilleri*).

4. *Diphasiastrum oellgaardii* im Hochfichtgebiet

4.1. Bestandesgröße

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, erfolgte der Erstfund von *Diphasiastrum oellgaardii* im Hochfichtgebiet während einer Exkursion am 22.9.1996 (Abb. 3). Die Art konnte zunächst an insgesamt drei Wuchsstellen auf einer Skipiste am Osthang des Zwieselberges nachgewiesen werden. Der Fundort befindet sich im Grundfeld 7249, Quadrant 3. Während weiterer Exkursionen im Juli 1998 bzw. Juli 1999 wurden noch zwei weitere Wuchsstellen entdeckt; damit ist *D. oellgaardii* derzeit mit fünf räumlich getrennten Klonen am Zwieselberg bekannt. Neben zwei flächenmäßig kleinen Beständen ($< 1 \text{ m}^2$) wächst die Art hier auch in drei größeren Populationen mit Ausdehnungen von bis zu 5 m^2 Fläche. Die Pflanzen sind durchweg vital und zeigen eine hohe Fertilitätsrate (durchschnittlich 30–40 % der Sprossbüschel mit Sporophyllständen). In der Regel sind die Bestände von *D. oellgaardii* von anderen *Diphasiastrum*-Arten durchsetzt, so dass mehrere Vertreter der Gattung auf engstem Raum miteinander vergesellschaftet wachsen und „Gattungsgemeinschaften“ bilden.

4.2. Standortökologie und pflanzensoziologischer Anschluss

D. oellgaardii sowie die anderen Flachbärlapp-Arten besiedeln am Zwieselberg meist nur lückig bewachsene Stellen auf einer nach Ostnordosten exponierten Skipiste in einer Höhenlage zwischen 930 m und ca. 1000 m ü. NN. Die Hangneigung (Inklination) liegt zwischen 25° und 30° . Von wenigen Bereichen abgesehen, an denen niedrigwüchsige Büsche die Flachbärlapp-Vorkommen leicht beschatten, sind die Wuchsstellen der

Herbarium K. Horn

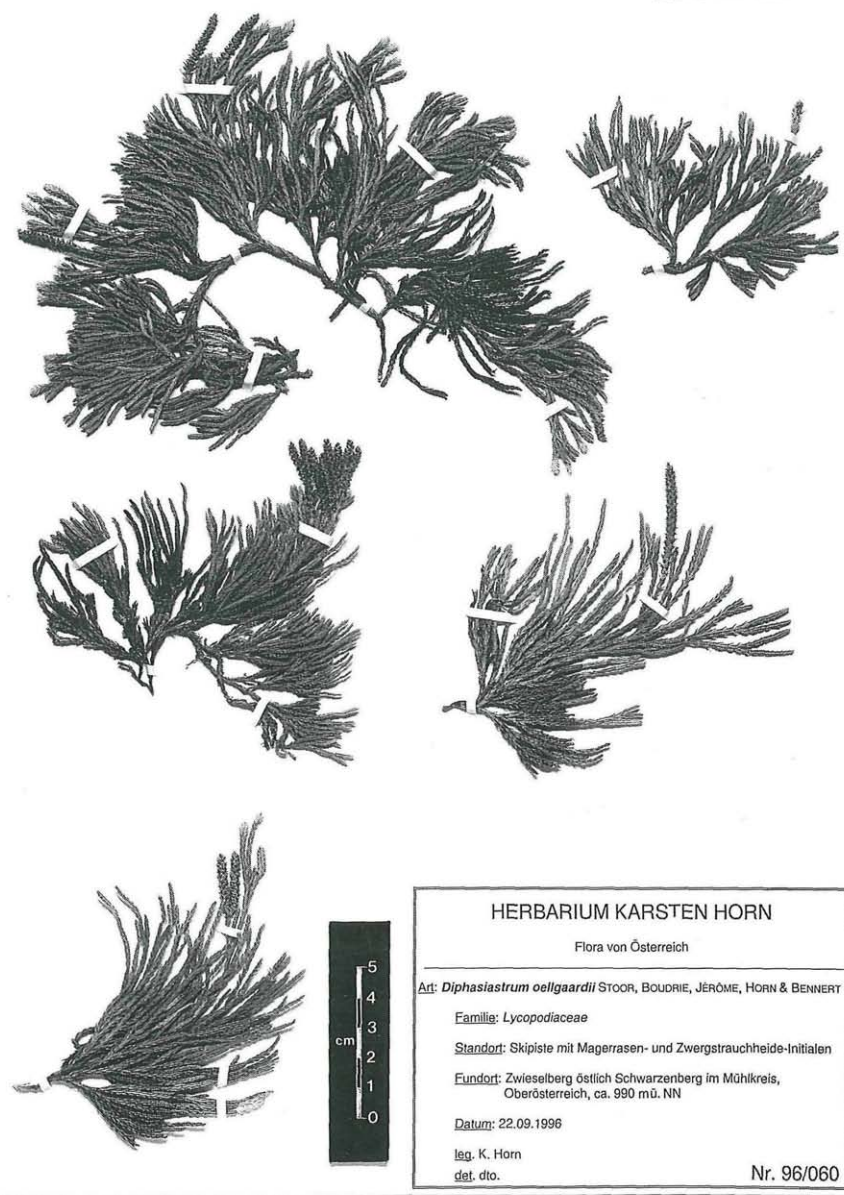


Abb. 3: Herbarbeleg des Erstfundes von *Diphasiastrum oellgaardii* im Hochfichtgebiet. – Foto: V. GRIENER.

vollen Freilandhelligkeit ausgesetzt. Bei dem besiedelten Boden handelt es sich um einen skelettreichen Rohboden. Als Bodenart konnte sandiger Lehm ermittelt werden; die Feuchtigkeitsverhältnisse sind als frisch zu bezeichnen. Die Analyse der bodenchemischen Kennwerte ergab folgende Werte: pH-Wert: 4,3; N-Gehalt: 0,19 %; C-Gehalt: 4,35 %; Humusgehalt: 8,71 %; C/N-Verhältnis: 22,5.

Syntaxonomisch lassen sich die pionierartigen Bestände der Skipiste (Tab. 3) nur schwerlich klassifizieren. In der sehr lockeren Vegetation dominieren neben den Flachbärlapp-Arten Moose (vor allem *Polytrichum*-Arten) sowie Gräser und Seggen (*Festuca nigrescens*, *Agrostis capillaris*, *Carex pilulifera*). Daneben kommen als Vaccinio-Piceetalia-Arten *Calamagrostis villosa* und *Huperzia selago* vor. Am ehesten lassen sich diese Initialstadien innerhalb der Ordnung Nardo-Agrostion tenuis (Subkontinentale Borstgrasmatten) dem *Lycopodium alpinum*-Nardetum (Böhmerwald-Borstgraswiese) zuordnen (vgl. hierzu DUNZENDORFER 1981, HOFMANN 1985, ELLMAUER 1993), auch wenn *Nardus stricta* als namensgebende Ordnungskennart in den Beständen fehlt. Allerdings sind mit dem steten Auftreten von *Vaccinium myrtillus* und dem Vorkommen von *Lycopodium clavatum* auch Anklänge an die montanen Beerstrauchheiden (Vaccinio-Callunetum) vorhanden. Typisch für die Bestände am Zwieselberg ist ihre kurzrasige und lückige Struktur, die den konkurrenzschwachen *Diphasiastrum*-Arten optimale Entwicklungsmöglichkeiten bietet (Abb. 4).

5. Diskussion der Verbreitung, Ökologie und Vergesellschaftung von *Diphasiastrum oellgaardii*

5.1. Verbreitung

Die Verbreitung von Oellgaards Flachbärlapp ist bislang nur unvollständig bekannt; gesicherte Nachweise liegen vor aus Dänemark, Deutschland, Frankreich, Italien, Österreich und der Tschechischen Republik. ØLLGAARD & TIND 1993 vermuten, dass die Art auch in Schweden vorkommt. Nachweise außerhalb Europas sind nicht bekannt. In Dänemark wächst die Art aktuell nur an einer Lokalität in Westjütland (ØLLGAARD 1985, ØLLGAARD & TIND 1993); historische Nachweise werden aus Nord- und Ostjütland angegeben (KUKKONEN 2000). In Deutschland besitzt *D. oellgaardii* aktuelle Vorkommen in Baden-Württemberg, Bayern, Sachsen-Anhalt und Thüringen (BENNERT 1999); ein Vorkommen in Hessen ist seit Jahrzehnten erloschen (HORN & BENNETT 2001). In Frankreich sind neben dem reichen Vorkommen an der Typuslokalität in den Vogesen (Champ du Feu, Dépt. Bas-Rhin) Lokalitäten im Zentralmassiv (Dépt. Cantal, Dépt. Loire; vgl. STOR & al. 1996) sowie in den „Monts du Lyonnais“ (Dépt. Rhône; unveröff. Fund [leg. D. BISSAY 1991, Hb. G. DUTARTRE, det. K. HORN]) bekannt. In Italien kommt *D. oellgaardii* an zwei Fundstellen in den norditalienischen Alpen (Valsesia) vor (SOSTER 2001a, b, c).

Tabelle 3.

Pflanzensoziologischer Anschluss der *Diphasiastrum*-Arten am Zwieselberg,
Böhmerwald, Oberösterreich (Vegetationsaufnahmen vom 30. 7. 1998).

laufende Nummer		1	2	3	4
Aufnahmenummer		4	3	2	1
Aufnahmefläche [m ²]		40	20	16	16
Höhe [m ü. NN]		930	992	990	940
Exposition		ENE	ENE	ENE	ENE
Inklination [°]		25	30	30	30
Deckung [%]					
Strauchschicht (S), Höhe: 0,8 m		3	—	—	—
Krautschicht (K)		20	25	25	15
Moosschicht (M)		90	35	50	30
gesamt		95	60	70	40
Artenzahl		27	19	16	19
Kennzeichnende Arten					
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	K	1	1	1	1
<i>Diphasiastrum tristachyum</i>	K	1	1	1	1
<i>Diphasiastrum issleri</i>	K	1	1	.	1
<i>Diphasiastrum oellgaardii</i>	K	1	1	1	.
<i>Diphasiastrum complanatum</i>	K	1	1	.	.
<i>Diphasiastrum zeilleri</i>	K	.	.	1	.
Calluno-Ulicetea (KC)					
<i>Carex pilulifera</i>	K	+	1	1	1
<i>Lycopodium clavatum</i>	K	1	1	.	.
Vaccinio-Piceetalia (KC-VC)					
<i>Calamagrostis villosa</i>	K	.	1	+	.
<i>Huperzia selago</i>	K	r	.	.	.
Magerkeitszeiger / Azidophyten					
<i>Festuca nigrescens</i>	K	2a	1	2a	2a
<i>Agrostis capillaris</i>	K	1	1	1	1
<i>Picea abies</i>	K	1	1	1	1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	K	1	1	.	1
<i>Veronica officinalis</i>	K	.	.	.	r
<i>Hieracium pilosella</i>	K	+	.	.	.
Sonstige Gefäßpflanzen					
<i>Rubus idaeus</i>	K	1	r	1	1
<i>Betula pendula</i>	S	1	.	.	.
<i>Betula pendula</i>	K	+	r	r	+
<i>Sorbus aucuparia</i>	S	1	.	.	.
<i>Sorbus aucuparia</i>	K	.	1	1	1
<i>Hieracium murorum</i>	K	+	.	.	r
<i>Populus tremula</i>	K	+	.	.	r
<i>Salix aurita</i>	K	+	.	.	r
<i>Acer pseudoplatanus</i>	K	.	.	r	.
<i>Salix caprea</i>	K	1	.	.	.

Tabelle 3, Fortsetzung
Pflanzensoziologischer Anschluss der *Diphasiastrum*-Arten am Zwieselberg,
Böhmerwald, Oberösterreich (Vegetationsaufnahmen vom 30. 7. 1998).

Sonstige Gefäßpflanzen

<i>Populus tremula</i>	S	1	.	.	.
<i>Gnaphalium sylvaticum</i>	K	+	.	.	.
<i>Salix caprea</i>	S	+	.	.	.
<i>Fagus sylvatica</i>	K	r		.	.

Moose / Flechten

<i>Polytrichum commune</i>	M	5	2b	3	2b
<i>Polytrichum juniperinum</i>	M	2a	1	1	1
<i>Ceratodon purpureus</i>	M	+	1	.	1
<i>Baeomyces rufus</i>	M	.	.	.	1
<i>Cladonia fimbriata</i>	M	.	.	1	.
<i>Polytrichum piliferum</i>	M	.	1	.	.
<i>Cladonia carneola</i>	M	1	.	.	.
<i>Cladonia pyxidata</i> s.l.	M	1	.	.	.
<i>Cladonia rei</i>	M	1	.	.	.



Abb. 4. Wuchsort aller sechs mitteleuropäischen Flachbärlapp-Arten am Zwieselberg im Hochfichtgebiet. Die Skipiste mit ihrer kurzrasigen und lückigen Vegetation, bestehend aus Initialstadien von Borstgrasrasengesellschaften und montanen Beerstrauchheiden, bietet den konkurrenzschwachen *Diphasiastrum*-Arten optimale Entwicklungsmöglichkeiten. – Foto: K. HORN (30.7.1998).

Für das Gebiet von Österreich konnten zwischenzeitlich neben dem aktuellen Fund im Hochfichtgebiet im Rahmen umfassender Herbarauswertungen weitere Nachweise erbracht werden, die an anderer Stelle publiziert werden sollen (TRIBSCH & HORN in Vorb.). Aus der Tschechischen Republik ist neben drei historischen Nachweisen aus dem Böhmerwald (PROCHÁZKA 1997, 1998) und einem jüngeren, aktuell aber nicht bestätigten Vorkommen im Erzgebirge (vgl. ŠTORCHOVÁ & al. 2001) jeweils ein aktuelles Vorkommen im Riesengebirge (PROCHÁZKA & HARČARIK 1999) und im Hohen Gesenke (ŠTORCHOVÁ & al. 2001) bekannt. Das Vorkommen im Gesenke stellt den derzeit östlichsten Fundpunkt von *D. oellgaardii* überhaup dar.

Mit Ausnahme der Fundstellen in Dänemark sowie den wenigen Vorkommen in den Alpen stammen alle übrigen Nachweise aus Mittelgebirgen. Insbesondere der Böhmerwald zeigt eine gewisse Fundorthäufung. Neben dem aktuellen Vorkommen auf österreichischer Seite im Hochfichtgebiet sind mittlerweile fünf Populationen auf deutscher Seite (Bayerischer Wald) bekannt (HORN & al. 1999, DIEWALD & HORN 2001). Hinzu kommen drei heute erloschene Vorkommen auf tschechischer Seite des Gebirgsmassivs.

5.2. Standortökologie

Hinsichtlich der Höhenlage ist der österreichische Wuchsort am Zwiesselberg anderen mittel- und westeuropäischen Vorkommen vergleichbar. Die deutschen Bestände liegen in der hochmontanen Stufe innerhalb eines engen Höhenbereiches zwischen 755 m und 980 m ü. NN; lediglich ein Bestand im Bayerischen Wald nähert sich mit 1135 m ü. NN bereits dem subalpinen Bereich. Ungewöhnlich war das erloschene Vorkommen in Hessen, das lediglich auf einer Höhe von 530 m ü. NN lag (vgl. BENNERT 1999). Die ehemaligen (vermutlich durch Sukzession vernichteten) Bestände im tschechischen Böhmerwald wuchsen in Höhenlagen von 760 m, ca. 1150 m und 1100–1300 m ü. NN (PROCHÁZKA 1997); die Vorkommen in den Sudeten befinden sich in Höhenlagen von 820–840 m ü. NN (Riesengebirge; PROCHÁZKA & HARČARIK 1999) bzw. 950 m ü. NN (Hohes Gesenke; ŠTORCHOVÁ & al. 2001). Die Typuslokalität in den Vogesen liegt mit ca. 970 m ü. NN (STOOR & al. 1996) ebenfalls im hochmontanen Bereich. Im Zentralmassiv wächst *D. oellgaardii* in einer Höhenlage von ca. 1200 m ü. NN (BENNERT, unveröff.). In den Alpen steigt *D. oellgaardii* bis in die subalpine Stufe hinauf (1720 m ü. NN im Valsesia, SOSTER 2001b; 2000 m ü. NN bei Landeck in Tirol, TRIBSCH & HORN in Vorb.). Die Art wächst also in Mittel- und Westeuropa in der hochmontanen bis subalpinen Stufe zwischen 750 m und 2000 m ü. NN, wobei die meisten Vorkommen im hochmontanen Bereich zwischen ca. 750 m und 1300 m ü. NN liegen. Lediglich in Dänemark liegen die Fundstellen in der planaren Stufe (das einzige aktuell bekannte Vorkommen bei ca. 90 m ü. NN).

Nördlich und östlich exponierte Wuchsorte werden bevorzugt. So weisen die deutschen Standorte Expositionen zwischen Nordwest und Südost auf. Im Riesengebirge wächst *D. oellgaardii* auf einer nach Südosten exponierten Skipiste, und in den Vogesen kommt die Art auf einer nach Osten exponierten Skipiste vor. Die meisten Wuchsorte weisen eine schwache bis mäßige Hangneigung auf [z. B. 2–40° an den deutschen Standorten, 20–40° im Riesengebirge (vgl. BENNERT 1999, PROCHÁZKA & HARČARIK 1999)]. Auch diese Befunde decken sich mit den Beobachtungen am Zwieselberg.

Wie auch am Zwieselberg erhalten die meisten deutschen Bestände von *D. oellgaardii* volle Freilandhelligkeit (relativer Lichtgenuß 94–100 %; BENNERT 1999); lediglich ein Wuchsort ist mit 33–47 % der Freilandhelligkeit als halbschattig einzustufen. Vergleichbare Verhältnisse existieren auch an den übrigen europäischen Wuchsorten. *D. oellgaardii* zeigt somit eine deutliche Übereinstimmung mit den Elternarten, die beide überwiegend helle Wuchsorte (relativer Lichtgenuss von 80–100 %) besiedeln.

Bezüglich der Bodenfaktoren liegen nur aus Deutschland (BENNERT 1999) sowie aus dem Riesengebirge (PROCHÁZKA & HARČARIK 1999) Vergleichsdaten vor. An den bislang untersuchten deutschen Wuchsorten wächst *D. oellgaardii* auf flachgründigen, mehr oder weniger skelettreichen Rohböden, die mäßig frisch bis mäßig feucht sind. Die Böden sind stark sauer (pH-Werte 3,7–4,1) und stickstoffarm (N-Gehalt 0,04–0,21 %, Mittelwert 0,15 %). Der Standort von *D. oellgaardii* im Riesengebirge weist folgende bodenkundlichen Kennwerte auf: pH-Wert: 3,8–3,9; N-Gehalt: 0,12–0,25 %; C-Gehalt: 6,33–7,91 %; Humusgehalt: 12,7–15,9 %; C/N-Verhältnis: 29,7–32,7. Auch diese Daten stimmen mit denen vom österreichischen Wuchsort am Zwieselberg weitgehend überein.

5.3. Pflanzensoziologischer Anschluss

Da bisher lediglich für das Vorkommen von *D. oellgaardii* in den Vogesen pflanzensoziologische Daten publiziert wurden, ist ein ausführlicher syntaxonomischer Vergleich nicht möglich. Stattdessen soll ein kurzer Überblick über die Vegetationstypen an einigen anderen europäischen Wuchsorten gegeben werden. Im Harz und im Bayerischen Wald kommt *D. oellgaardii* in lückigen Ausprägungen montaner Beerstrauchheiden (*Vaccinio-Callunetum*) und deren Initialstadien vor. Die Bestände im Schwarzwald und im Thüringer Wald lassen sich ähnlich denen am Zwieselberg nur schwierig einordnen; sie zeigen Anklänge an montane Beerstrauchheiden, aber auch gewisse Übereinstimmungen mit *Nardetalia*-Gesellschaften. Ein Vorkommen im Bayerischen Wald befindet sich in einem lichten Birken-Pioniergehölz. Im tschechischen Böhmerwald wuchs *D. oellgaardii* ebenfalls in montanen Heidegesellschaften (vgl. PROCHÁZKA 1997), die sich am ehesten zum *Vaccinio-Callunetum* stellen lassen. Die Bestände an der Lokalität im Riesengebirge zeigen wieder Anklänge sowohl an Beerstrauchheiden als auch an *Nardetalia*-Gesellschaften. Die

einzigsten bislang publizierten Vegetationsaufnahmen mit *D. oellgaardii* von der Typuslokalität in den Vogesen (ESTRADE & al. 1996, hier als *D. issleri* geführt, welches an dieser Lokalität nicht vorkommt; BOEUF 2001) lassen sich zum Vaccinio-Callunetum stellen (vgl. auch MÜLLER & al. 2002). Die aktuelle Population von *D. oellgaardii* in Dänemark wächst in einer Heidegesellschaft, die dem Verband Genistion pilosae (Ginster-Sandheiden) zuzuordnen ist. Inwieweit pionierartige, bärlappreiche Bestände, beispielsweise von Sekundärstandorten wie Skipisten und Straßenböschungen etc., als eigene Assoziation (*Lycopodio clavati*-Callunetum) gefasst werden können und sollten, wie dies BOEUF 2001 vorschlägt, soll an dieser Stelle offen bleiben.

Somit zeigt *D. oellgaardii* eine enge Bindung an Pflanzengesellschaften der Klasse Calluno-Ulicetea, wobei zum überwiegenden Teil zwergstrauchdominierte Bestände der Ordnung Ulicetalia minoris besiedelt werden; Vorkommen in Beständen, die zu den Nardetalia-Gesellschaften vermitteln sind deutlich seltener.

6. Diskussion der Isoenzymanalysen

Die große Anzahl von Isoenzymen mit unbekannten in-vitro-Substraten erschwert bei der Esterase die genetische Interpretation der Bandenmuster (GOTTLIEB 1981, WEEDEN & WENDEL 1989). Mais besitzt mindestens 16, Gerste 10 verschiedene Esterasen in unterschiedlichen Geweben (GOTTLIEB 1981). Auch die für die Flachbärlappe dargestellten Esterase-Bandenmuster sind komplex; die Banden können jedoch zwanglos zu vier Gruppen zusammengefaßt werden, die möglicherweise verschiedenen Loci zuzuordnen sind. Von besonderem Interesse ist das Auftreten von dicht beieinanderliegenden (anodenfernen) Doppelbanden, die für pflanzliche Esterasen typisch sind (GOTTLIEB 1981). Es ist denkbar, dass jedes Allel zwei Enzyme kodiert, bei denen es sich um Konformationsisomere handelt. Diese Interpretation wird für die Doppelbanden der menschlichen Sauren Phosphatase erwogen (vgl. FISHER & HARRIS 1971a, b). Die beiden Doppelbanden addieren sich bei *D. issleri* und *D. zeileri* zu einem sechsbandigen Muster, während *D. oellgaardii* die gleiche (etwas schneller laufende) Doppelbande besitzt wie seine beiden vermuteten Eltern. Die beiden mittleren Banden des sechsbandigen Musters können als Hybrid-Doppelbande angesehen werden und lassen die Interpretation dieser Bandengruppe als dimerkodierenden Locus zu, obwohl dimere Esterasen seltener sind als monomere (GOTTLIEB 1981).

Die Flachbärlapp-Proben von *D. oellgaardii* aus dem Hochfichtgebiet zeigen die gleichen Esterase-Zymogramme wie die anderen mitteleuropäischen und französischen Herkünfte (vgl. STOOR 1994, STOOR & al. 1996); untersucht wurden insgesamt 16 Aufsammlungen von 7 verschiedenen Lokalitäten. Die Bandenmuster sind artspezifisch, wobei die Zwi-

schenarten eine durch Bandenaddition erhöhte Anzahl von Banden aufweisen. Bei allen sechs Arten ergibt sich eine Übereinstimmung zwischen der Felddiagnose, die auf morphologischen Merkmalen beruht, und den Ergebnissen der isoenzymatischen Analyse. Die Esterase-Bandenmuster können also als molekularbiologische Marker für die einzelnen Arten gelten, und sie bestätigen die hybridogene Entstehung der drei Zwischenarten. Insbesondere für die Unterscheidung zwischen *D. issleri* und *D. oellgaardii* ist die isoenzymatische Analyse hilfreich, da sich die beiden Zwischenarten morphologisch nur bei hinreichender Felderfahrung sicher unterscheiden lassen. Da die isoenzymatischen Befunde eindeutig sind, kann das Vorkommen von *D. oellgaardii* in Österreich als gesichert angesehen werden.

7. Reproduktionsbiologie

Soweit cytologisch geprüft, sind sowohl die Ausgangsarten als auch die Zwischenarten der Flachbärlappe diploid mit einer Chromosomenzahl von $2n = 46$ (DAMBOLDT 1963; WAGNER 1980, 1992; HERSEY & BRITTON 1981; DOSTÁL 1984; WAGNER & BEITEL 1993). In Nordamerika ist bei mehreren hybridogen entstandenen Sippen (darunter auch *D. zeilleri*, WAGNER 1992) vollständige Chromosomenpaarung in der Meiose beobachtet worden. Dies ist ungewöhnlich, da bei den meisten anderen interspezifischen diploiden Pteridophyten-Bastarden (wie etwa bei *Asplenium*- oder *Dryopteris*-Hybriden) nur Univalente oder bestenfalls vereinzelt Bivalente gebildet werden. Als Ergebnis der regulären Meiose produzieren die *Diphasiastrum*-Zwischenarten Sporen, die normal ausgebildet erscheinen (WAGNER 1992), wiederum im Gegensatz zu anderen diploiden Hybriden, bei denen die Sporen ganz überwiegend abortiert sind. Selbst Sporenkeimung und die Bildung von Gametophyten und Gametangien ist inzwischen bei dem nordamerikanischen *Diphasiastrum* $\times$ *habereri* (= *D. digitatum* $\times$ *D. tristachyum*) beobachtet worden (WHITTIER & BRITTON 1995). Die Zwischenarten verhalten sich also insofern wie eigenständige Arten, als sie sich (möglicherweise) durch Sporen vermehren und spezifische Areale ausbilden können. Für diese besondere Form der Artbildung ist von WAGNER 1992 der Begriff „allohomoploide Nothospeziation“ geprägt worden. Es lässt sich allerdings nicht ausschließen, dass es sich hierbei um immer wieder de novo entstehende primäre Hybriden ohne sexuelle Fortpflanzungsfähigkeit handelt.

VOGEL & RUMSEY 1999 haben die Möglichkeit erwogen, dass die homoploiden Zwischenarten der Flachbärlappe sich wie fertile Arten verhalten könnten. Dies würde bedeuten, dass von einer Zwischenart nicht nur eine F_1 -Generation, sondern nachfolgend weitere Generationen gebildet werden, die Aufspaltung gemäß der Mendelschen Regeln zeigen müssten. Wenn es eine solche zur sexuellen Vermehrung fähige F_1 -Generation gäbe,

wäre weiterhin anzunehmen, dass es zu wiederholten Rückkreuzungen mit den Ausgangsarten kommt und Hybridschwärme entstehen, die schließlich lückenlos alle Übergänge zwischen einer Zwischenart und den Ausgangsarten umfassen müssten. Die Isolationsmechanismen zwischen den Ausgangsarten würden also zusammenbrechen, und nach hinreichend langer Zeit würden die Zwischenarten dominieren und die genetisch unwahrscheinlicheren Stammformen deutlich seltener werden. Eine Zwischenart könnte aber ebenso mit der dritten Ausgangsart hybridisieren, wodurch Pflanzen entstünden, die zumindest teilweise Merkmalskombinationen aller drei Ausgangsarten zeigen müssten (also etwa die Sprossfarbe von *D. tristachyum*, die Ventralblattgröße von *D. complanatum* und die geringere Anisophyllie von *D. alpinum*). Jeder mit der Gruppe der Flachbärlappe vertraute Geländebotaniker wird jedoch feststellen, dass alle diese Phänomene nicht zu beobachten sind. Die drei Stammarten sind deutlich häufiger und weiter verbreitet als die Zwischenarten und besitzen auseinanderfallende ökologische Ansprüche und Verbreitungsbilder. Es existieren weder Formen, die als Rückkreuzungen zwischen einer Ausgangsart und einer Zwischenart interpretiert werden könnten, noch solche, die Merkmale von drei Ausgangsarten in sich vereinigen. Dies gilt im übrigen auch für die Flachbärlappe Nordamerikas. Aber nicht nur die morphologischen Merkmale zeigen, dass die Zwischenarten deutlich abgrenzbare Einheiten sind, auch die isoenzymatischen Befunde liefern keinerlei Hinweise auf Aufspaltung, Rückkreuzungen oder die Beteiligung von mehr als zwei Ausgangsarten. Insofern kann auch die Vorstellung von VOGEL & RUMSEY 1999, man habe es in Europa mit einer einzigen morphologisch und isoenzymatisch variablen biologischen Art zu tun, nicht als Möglichkeit akzeptiert werden.

Wie Bestimmungen der relativen DNA-Gehalte gezeigt haben (BENNERT & HORN in Vorb.), sind die Flachbärlapp-Zwischenarten (zumindest die europäischen) nicht polyploid, sondern besitzen die gleiche Chromosomenzahl wie die Ausgangsarten. Die Gründung eines neuen Bestandes einer Zwischenart ist grundsätzlich möglich durch Hybridisierung zwischen den Ausgangsarten (de-novo-Entstehung). Ob und wie häufig durch Anflug von Sporen neue Kolonien einer Zwischenart entstehen, ist unbekannt.

8. Gefährdung von *Diphasiastrum oellgaardii*

Die Flachbärlappe sind wie viele der gefährdeten Gefäßpflanzenarten auf Grund ihrer geringen Konkurrenzkraft an Stickstoffmangelstandorte gebunden. Negativ wirkt sich vor allem die Eutrophierung aus der Luft aus, die dazu führt, dass sich die charakteristische Struktur der Heiden und Borstgrasrasen nachhaltig verändert. Die Sukzession, die mit einer Vergasung beginnt und allmählich zu einer Wiederbewaldung führt, wird

durch verstärkte Nährstoffeinträge beschleunigt. Die Heiden bieten den Flachbärlappen und vielen anderen Arten, die auf offene, konkurrenzarme Standorte angewiesen sind, dann keine geeigneten Lebensbedingungen mehr. Auch eine mögliche Beeinflussung der Mykorrhiza auf Grund erhöhter Nährstoffeinträge ist nicht von der Hand zu weisen (vgl. PHILIPPI 1993). Hinzu kommt die Aufgabe traditioneller Nutzungsformen, die zu einem deutlichen Rückgang der Heiden und Magerrasen geführt hat.

Als Ersatz für ehemalige Lebensräume werden heute vielfach jüngere Sekundärbiotope besiedelt. Wie im Hochfichtgebiet befinden sich auch andere europäische Vorkommen von *D. oellgaardii* an jüngeren Sekundärstandorten mit Rohbodenstellen und nur lockerer Vegetation (Skipisten und deren Ränder, Weg- und Straßenböschungen, andere Geländean Schnitte sowie Schneisen; vgl. STOOR & al. 1996, BENNERT 1999, HORN & al. 1999, PROCHÁZKA & HARČARIK 1999). Solche Standorte sind in vielen Gebieten Mitteleuropas heute die Hauptlebensräume der Flachbärlappe geworden (vgl. HORN 1992, 1996, 1997; ARDELMANN & al. 1995). Ohne Pflegemaßnahmen wird den Bärlappen an diesen Standorten mit fortschreitender Sukzession die Lebensgrundlage wieder entzogen. Gerade Skipisten bieten sich für einen längerfristigen Schutz dieser Pflanzen an, da durch den Skibetrieb die Konkurrenz in Form von aufkommenden Gehölzen niedrig gehalten wird und immer wieder kleinere Bodenverwundungen entstehen, die Neuansiedlungen über Sporen ermöglichen. Eine grundsätzliche Gefährdung ergibt sich aus dem mehrjährigen und spezialisierten (auf Pilzpartner angewiesenen) Entwicklungszyklus (vgl. BENNERT & DANZEBRINK 1996). Gebietsweise ist auch eine direkte anthropogene Beeinträchtigung von Flachbärlapp-Vorkommen von Bedeutung. Insbesondere das Sammeln durch lokal tätige Floristen und vor allem durch „Raritätenjäger“ stellt eine potentielle Bedrohung für das erst kürzlich beschriebene, sehr seltene und somit sicherlich auch „begehrte“ *D. oellgaardii* dar (vgl. hierzu HORN & STOOR 1995, HORN 1997, BENNERT 1999, HORN & al. 2001).

Da *D. oellgaardii* erst 1996 beschrieben wurde, ist die Art zumeist noch nicht in die Roten Listen aufgenommen worden, obwohl sie im gesamten Areal offensichtlich sehr selten und in ihrem Bestand vermutlich bedroht ist. Lediglich im Rotbuch der Gefäßpflanzen der Tschechischen und Slowakischen Republik (ČEROVSKÝ & al. 1999) sowie in der kürzlich publizierten Neufassung der Roten Liste der Gefäßpflanzen der Tschechischen Republik (HOLUB & PROCHÁZKA 2000) ist die Art bereits enthalten und wird in beiden Werken in der Kategorie „Critically threatened taxa“ (entspricht Gefährdungskategorie „1“, „vom Aussterben bedroht“) geführt. Für eine zukünftige Fassung der Roten Liste Deutschlands halten BENNERT 1999 sowie BENNERT & al. 2000 ebenfalls eine Einstufung in die Kategorie 1 für angebracht. In einer künftigen Neubearbeitung der Roten

Liste für Österreich schlagen wir, analog den Definitionen der einzelnen Gefährdungskategorien bei NIKLFELD 1999 ebenso eine Einstufung als „vom Aussterben bedroht“ vor, da neben der großen Seltenheit, der Bedrohung durch Sammler (am Zwieselberg wurde die Art bereits von einem auf Pteridophyten spezialisierten „Raritätenjäger“ aus Deutschland gesammelt) auch ein Rückgang dokumentiert werden kann (TRIBSCH & HORN in Vorb.). Neben diesen landesbezogenen Einstufungen erscheint es angebracht, *D. oellgaardii* als prioritäre Art in die FFH-Richtlinie der Europäischen Union aufzunehmen. Zum einen ist Oellgaards Flachbärlapp in seiner Verbreitung auf Europa beschränkt, zum anderen muss diese Art als extrem selten gelten (weniger als 20 aktuelle Fundpunkte in Europa) und besiedelt zudem durchweg stark gefährdete Biotoptypen.

9. Danksagung

Herr F. PROCHÁZKA (Vimperk, Tschechische Republik) demonstrierte dem Erstautor während einer gemeinsamen Exkursion 1996 die Flachbärlapp-Fundstelle im Hochfichtgebiet, wofür ihm an dieser Stelle herzlich gedankt sei. Herrn M. SCHMID (Ludwigsburg) gilt unser Dank für das Anfertigen der Zeichnung. Frau E. SMEND (Bochum) danken wir für die Durchführung der Boden- und Isoenzymanalysen. Herrn V. GRIENER (Karlsruhe) gilt unser Dank für das Anfertigen des Herbarfotos sowie für fototechnische Arbeiten. Die Überprüfung bzw. Bestimmung von Belegen kritischer Taxa übernahmen freundlicherweise die Herren Dr. E. FOERSTER, Kleve, (Gattung *Festuca*), Prof. Dr. G. PHILIPPI, Karlsruhe, (Moose) und Prof. Dr. V. WIRTH, Karlsruhe, (Flechten).

10. Literaturverzeichnis

- ADLER W., OSWALD K. & FISCHER R. (Bearb.). 1994. Exkursionsflora von Österreich. Bestimmungsbuch für alle in Österreich wildwachsenden sowie die wichtigsten kultivierten Gefäßpflanzen (Farnpflanzen und Samenpflanzen) mit Angaben über ihre Ökologie und Verbreitung. Herausgegeben von FISCHER M. A. – Ulmer, Stuttgart, Wien.
- ARDELMANN U., HORN K., SCHIEMONEK A. & BENNERT H. W. 1995. Verbreitung, Vergesellschaftung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Lycopodium* sect. *Complanata*, *Lycopodiaceae*) in Nordrhein-Westfalen. – *Tuexenia* 15: 481–511.
- BARKMAN J. J., DOING H. & SEGAL S. 1964. Kritische Bemerkungen und Vorschläge zur quantitativen Vegetationsanalyse. – *Acta bot. neerl.* 13 (3): 394–419.
- BENNERT H. W. 1999. Die seltenen und gefährdeten Farnpflanzen Deutschlands – Biologie, Verbreitung, Schutz. Unter Mitarbeit von HORN K., BENEMANN J. & HEISER T. – Landwirtschaftsverlag, Münster-Hiltrup.
- & DANZEBRINK B. 1996. Spore germination of endangered pteridophytes in Germany. – *Verh. Ges. Ökologie* 26: 197–207.
- , HORN K. & JESSEN S. 2000. Artenhilfsprogramme. XII-3.1 – Farnpflanzen. – In: KONOLD W., BÖCKER R. & HAMPICKE U. (Eds.): *Handbuch Naturschutz und Landschaftspflege*. 3. Ergänzungslieferung, 13 S. – Ecomed, Landsberg.

- BOEUF R. 2001. Originalité syntaxonomique des landes et pelouses du Champ du Feu et du Hochfeld (Bas-Rhin). – Bull. Soc. bot Centre-Ouest, N.S. 32: 79–146.
- BRAUN-BLANQUET J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde (3. Aufl.). – Springer, Wien, New York.
- ČEŘOVSKÝ J., FERÁKOVÁ V., HOLUB J., MAGLOCKÝ Š. & PROCHÁZKA F. (Eds.) 1999. Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR. Vol. 5. Vyšší rostliny. – Příroda, Bratislava.
- DAMBOLDT J. 1963. Zur Kenntnis der Flächen Bärlappe in Bayern. – Ber. bayer. bot. Ges. 36: 25–28.
- DIEWALD W. & HORN K. 2001. Weitere Nachweise bemerkenswerter Farnpflanzen (*Pteridophyta*) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten. – Hoppea, Denkschr. Regensb. bot. Ges. 62: 349–365.
- DOSTÁL J. 1984. Klasse *Lycopsidea*. Bärlapp-Ähnliche. – In: Gustav HEGI, Illustr. Fl. Mitteleuropa 1 (1): 16–42. – Parey, Berlin, Hamburg.
- DUNZENDORFER W. 1981. Die Nardeten in den inneren Lagen des Hercynischen Österreichischen Böhmerwaldes. – Hercynia N. F. 18 (4): 371–386.
- ELLMAUER T. 1993. Calluno-Ulicetea. – In: MUCINA L., GRABHERR G. & ELLMAUER T. (Eds.), Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil I. Anthropogene Vegetation, pp. 402–419. – Fischer, Jena, Stuttgart, New York.
- ESTRADE J., CHIPON B., DENY J. & VADAM J.-C. 1996. Quelques aspects phytosociologiques de la végétation du Champ du Feu (67). – Bull. Soc. Hist. nat. Pays Montbéliard 1996: 125–141.
- FISHER R. A. & HARRIS H. 1971a. Studies on the separate isozymes of red cell acid phosphatase phenotypes A and B, I. Chromatographic separation of the isozymes. – Ann. hum. Genet. 34: 131.
- & — 1971b. Studies on the separate isozymes of red cell acid phosphatase phenotypes A and B, II. Comparisons of kinetics and stabilities of the isozymes. – Ann. hum. Genet. 34: 439.
- GOTTLIEB L. D. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations. – Progr. Phytochem. 7: 1–46.
- HERSEY R. E. & BRITTON D. M. 1981. A cytological study of three species and a hybrid taxon of *Lycopodium* (Section *Complanata*) in Ontario. – Can. J. Genet. Cytol. 23: 497–504.
- HOFMANN A. 1985. Magerrasen im Hinteren Bayerischen Wald. – Hoppea, Denkschr. Regensb. bot. Ges. 44: 85–177.
- HOLUB J. 1975. Notes on some species of *Diphasiastrum*. – Preslia 47 (3): 232–240.
- & PROCHÁZKA F. 2000. Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. – Preslia 72 (2–4): 187–230.
- HORN K. 1992. Neufunde, Wiederfunde und Bestätigungen bemerkenswerter Pteridophyten im Hinteren Bayerischen Wald. – Ber. bayer. bot. Ges. 63: 29–32.
- 1996. Zum Vorkommen des Alpen-Flachbärlapps (*Lycopodium alpinum* L.) in Nordbayern unter besonderer Berücksichtigung eines Neufundes im Fichtelgebirge. – Ber. naturwiss. Ges. Bayreuth 23: 285–294.
- 1997. Verbreitung, Ökologie und Gefährdung der Flachbärlappe (*Diphasiastrum* spp., *Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*) in Niedersachsen und Bremen. – Naturschutz Landschaftspfl. Niedersachs. 38: 1–83, 2 Tabellen als Beilage.
- & BENNETT H. W. 2001. *Diphasiastrum oellgaardii*, eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora Hessens. – Botanik und Naturschutz in Hessen 13: 33–37.

- , DIEWALD W. & HOFMANN R. 1999. Neufunde bemerkenswerter Farnpflanzen (*Pteridophyta*) im Nationalpark Bayerischer Wald und angrenzenden Gebieten. – Hoppea, Denkschr. Regensb. bot. Ges. 60: 371–391.
- & STOOB A. M. 1995. Pflanzensammeln contra Artenschutz – drei Fallbeispiele. – Ber. bayer. bot. Ges. 65: 143–146.
- , STROBEL C. & BENNETT H. W. 2001. Die Bestandssituation gefährdeter Farnpflanzen (*Pteridophyta*) in Bayern – ein erster Bericht über Planung und Durchführung von Schutz- und Pflegemaßnahmen. – Schriftenr. bayer. Landesamt Umweltschutz 156 (Beitr. Artenschutz 23): 139–174.
- JERMY A. C. 1989. The history of *Diphasiastrum issleri* (*Lycopodiaceae*) in Britain and a review of its taxonomic status. – Fern Gaz. 13 (5): 257–265.
- KOPERSKI M., SAUER M., BRAUN W. & GRADSTEIN S. R. 2000. Referenzliste der Moose Deutschlands. Dokumentation unterschiedlicher taxonomischer Auffassungen. – Schriftenr. Vegetationskde. 34: 1–519.
- KRAML P. A. & LINDBICHLER N. 1997. Kartierungsergebnisse des 7. südböhmisch-österreichischen Botanikertreffens im Böhmerwald, 8.–14. Juli 1996. – Beitr. Naturk. Oberösterreichs 5: 235–304.
- KUBÁT K. 1974. *Diphasium issleri* (ROUY) HOLUB a *D. tristachyum* (PURSH) ROTHM. v Čechách a na Moravě. [*Diphasium issleri* (ROUY) HOLUB und *D. tristachyum* (PURSH) ROTHM. in Böhmen und Mähren.] – Preslia 46 (4): 310–318.
- KUKKONEN I. 2000. *Lycopodiaceae*. – In: JONSELL B. (Ed.): Flora Nordica. Vol. 1: *Lycopodiaceae* to *Polygonaceae*, pp. 1–13. – Bergius Foundation, Royal Swedish Academy of Sciences, Stockholm.
- MULLER S., JÉRÔME C. & HORN K. 2002. Importance of secondary habitats and need of ecological management for the conservation of *Diphasiastrum tristachyum* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*) in the Vosges Mountains (France). – Biodiversity Conserv. 11, im Druck.
- NIKLFIELD H. 1999. Erläuterung der Gefährdungskategorien. – In: NIKLFIELD H. (Gesamtleitung): Rote Listen gefährdeter Pflanzen Österreichs. – Grüne Reihe Bundesminist. Umwelt, Jugend u. Familie 10: 21–24.
- ØLLGAARD B. 1985. Observations on the ecology of hybridisation in the clubmosses (*Lycopodiaceae*). – Proc. roy. Soc. Edinb. 86 B: 245–251.
- & TIND K. 1993. Scandinavian ferns. A natural history of the ferns, clubmosses, quillworts, and horsetails of Denmark, Norway, and Sweden. – Rhodos, Copenhagen.
- PACZYNA A. 1972. Biometrics and Taxonomy of the Polish species of the genus *Diphasium* PRESL – Badania biometryczno-taksonomiczne polskich gatunków rodzaju *Diphasium* PRESL. – Fragm. flor. geobot. 18 (3/4): 255–297.
- PETER C. 1986. Die Bärlappe (*Lycopodiales*) – Ökologie, Verbreitung und Möglichkeiten ihres Schutzes. – Mitt. naturhist. Mus. Schleusingen, Sonderh. 1986: 43–50.
- PHILIPPI G. (Bearb.) 1993. *Lycopodiaceae*. Bärlappgewächse – In: SEBALD O., SEYBOLD S. & PHILIPPI G. (Eds.): Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs. Bd. 1 (2. Aufl.): Allgemeiner Teil, Spezieller Teil (*Pteridophyta*, *Spermatophyta*): *Lycopodiaceae* bis *Plumbaginaceae*, pp. 52–69. – Ulmer, Stuttgart.
- PROCHÁZKA F. 1965. K rozšíření Pteridophyt na Šumavě a v Předšumaví. [Zur Verbreitung von Pteridophyten im Böhmerwald und seinem Vorgebirge.] – Sborn. Jihočes. Muz. Čes. Budějovicích, Přír. Vědy 5: 37–60.

- 1966. K problematice chráněných druhů kapradorostů v Československu. – Ochr. Přír. 21 (9): 141–144.
- 1997. *Diphasiastrum oellgaardii* – a new species in the flora of the Czech Republic. – Preslia 69 (2): 169–173.
- 1998. Novinky šumavské květeny. – Zpr. čes. bot. Společ. 32 (2): 123–136.
- 1999. Im oberösterreichischen Böhmerwald kommen alle mitteleuropäischen Arten der Gattung *Diphasiastrum* vor. – Sborn. Jihočes. Muz. Čes. Budějovicích, Přír. Vědy 39: 53–55.
- & HARČARIK J. 1999. New localities of *Diphasiastrum* species in the Krkonoše Mts and elsewhere in the Czech Republic where three or more species of this genus are recorded. – Preslia 71 (3): 193–215.
- & KUBÁT K. 1998. Zwei Neufunde für Österreich aus der Familie der *Lycopodiaceae*. – Beitr. Naturk. Oberösterreichs 6: 321–323.
- RAUSCHERT S. 1967. Taxonomie und Chorologie der *Diphasium*-Arten Deutschlands (*Lycopodiaceae*). – Hercynia N. F. 4 (4): 439–487.
- REICHELT G. & WILMANN O. 1973. Vegetationsgeographie. – Westermann, Braunschweig.
- SCHOLZ P. 2000. Katalog der Flechten und flechtenbewohnenden Pilze Deutschlands. – Schriftenr. Vegetationskde. 31: 1–298.
- SOLTIS D. E., HAUFLE C. H., DARROW D. C. & GASTONY G. J. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. – Amer. Fern J. 73 (1): 9–27.
- SOSTER M. 2001a. Identikit delle Felci d'Italia. Guida al riconoscimento delle pteridofite Italiane. – Editrice, Valsesia.
- 2001b. *Diphasiastrum issleri* (ROUY) HOLUB e *Diphasiastrum oellgaardii* STOOD & al. in Italia. – Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino 18 (1): 203–208.
- 2001c. *Diphasiastrum oellgaardii* STOOD, BOUDRIE, JÉRÔME, HORN & BENNETT. Piemonte. – In: MARCHETTI D., Notule pteridologiche Italiane. I (1–32). – Ann. Mus. civ. Rovereto, Sez. Arch. St., Sci. nat., 16, im Druck.
- STOOD A. M. 1994. Biosystematische und populationsgenetische Untersuchungen an mitteleuropäischen Flachbärlappen (*Lycopodium* Sektion *Complanata* VICTORIN). – Unveröff. Diplomarbeit. Fakultät für Biologie, Ruhr-Universität Bochum.
- , BOUDRIE M., JÉRÔME C., HORN K. & BENNETT H. W. 1996. *Diphasiastrum oellgaardii* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*), a new lycopod species from Central Europe and France. – Feddes Repert. 107 (3–4): 149–157.
- ŠTORCHOVÁ H., PROCHÁZKA F., HORN K. & PAVLÍČKO A. 2001. *Diphasiastrum oellgaardii* – nov druh moravské květeny. – Zpr. čes. bot. Společ. 36 (1): 77–80.
- VOGEL J. C. & RUMSEY F. J. 1999. On the status of *Diphasiastrum oellgaardii* (*Lycopodiaceae*, *Pteridophyta*). – Feddes Repert. 110 (5/6): 439–445.
- WAGNER F. S. 1980. Chromosome behaviour in three interspecific hybrids of *Diphasiastrum* (*Lycopodiaceae*). – Misc. Publ. bot. Soc. Amer. 158: 121–122.
- 1992. Cytological problems in *Lycopodium* sens. lat. – Ann. Missouri bot. Gard. 79 (3): 718–729.
- WAGNER W. H. & BETTEL J. M. 1993. *Lycopodiaceae* MIRBEL. Club-moss family. – In: Flora of North America North of Mexico. Vol. 2: Pteridophytes and Gymnosperms, pp. 18–37. – Oxford University Press, New York, Oxford.

- , WAGNER F. S. & BEITEL J. M. 1985. Evidence for interspecific hybridisation in pteridophytes with subterranean mycoparasitic gametophytes. – Proc. roy. Soc. Edinb. 86 B: 273–281.
- WEEDEN N. F. & WENDEL J. F. 1989. Genetics of plant isozymes. – In: SOLTIS D. E. & SOLTIS P. S. (eds.): *Isozymes in plant biology*, pp. 5–72. – Dioscorides, Portland, OR.
- WHITTIER D. P. & BRITTON D. M. 1995. Gametophytes of *Diphasiastrum* × *habereri*. – Amer. Fern J. 85 (3): 89–94.
- WISSKIRCHEN R. & HAEUPLER H. 1998. Standardliste der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands mit Chromosomenatlas von F. ALBERS. – Ulmer, Stuttgart.
- WRABER T. 1962a. Die Arten der Ordnung *Lycopodiales* in Slowenien. – Bull. Sci. Cons. Acad. R.P.F. Yougoslave 7 (1/2): 3.
- 1962b. Vrste reda *Lycopodiales* v Sloveniji. – Biol. Vestn. 10: 11–25.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 2002

Band/Volume: [42_1](#)

Autor(en)/Author(s): Horn Karsten, Bennert Herbert Wilfried

Artikel/Article: [Diphasiastrum oellgaardii STOOR & al. \(Lycopodiaceae, Pteridophyta\), eine neue Flachbärlapp-Art für die Flora von Österreich. 125-148](#)