

## Aire de répartition et statut de *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) au Luxembourg

par

Yves KRIPPEL <sup>1)</sup>

**Abstract:** A description of the gametophyte of the filmy fern *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae), the history of its discovery, the present distribution and status in Luxembourg is given. The species is growing in Luxembourg as an 'independent gametophyte' with vegetative reproduction and dispersion by the way of gemmae. Currently, 100 sites in 69 kilometric squares are known. Most of the sites occur in the 'Petite Suisse' area, but the gametophyte of *T. speciosum* is largely present in the whole sandstone area as far as the valley of the river Alzette. The recent discoveries of the gametophyte on Devonian schist seem to indicate that the species may also be quite widespread in the Luxembourg Ardennes.

**Keywords:** Pteridophyta, Hymenophyllaceae, *Trichomanes*, gametophyte, distribution, Luxembourg.

### 1. Introduction

La Petite Suisse luxembourgeoise est connue bien au-delà des frontières du Grand-Duché pour la présence d'*Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Smith au niveau de quelques gorges près de Berdorf. Or, depuis quelques années un deuxième représentant de la famille des Hymenophyllaceae est connu dans cette région. Ce fut en avril 1993, que Rasbach et al. (1993, 1995) ont découvert *Trichomanes speciosum* Willd. à l'intérieur du continent européen et plus précisément dans la Petite Suisse luxembourgeoise. Si la famille des Hymenophyllaceae est particulièrement bien représentée dans les régions tropicales et subtropicales, où elle compte 400 à 650 espèces, les représentants de cette famille sont beaucoup plus rares en dehors des tropiques. En Europe on n'en connaît que trois espèces, à savoir *H. tunbrigense* (L.) Smith, *H. wilsonii* Hook. et *T. speciosum* Willd. Chez ces espèces, comme dans la vie de toute fougère, on distingue habituellement deux stades différents, d'une part le sporophyte (la plante 'feuillée'), d'autre part le gamétophyte ou prothalle, qui en général n'a qu'une durée de vie limitée. Or, chez certaines familles, comme les Vittariaceae ou les Hymenophyllaceae, les prothalles peuvent exister, se maintenir et se multiplier de manière végétative avec dispersion par voie de gemmes, sans l'apparition de sporophytes (Farrar 1967, 1985). Aux Etats-Unis on rapporte des espèces qui ne sont représentées que par leur seul gamétophyte ou par celui-ci et des feuilles ne dépassant pas le stade juvénile (Raine et al. 1991, Farrar 1992, 1993).

Suite à la première observation de gamétophytes indépendants de *Trichomanes speciosum* pour l'Europe en 1989 dans les Iles Britanniques, on a constaté une grande

---

<sup>1)</sup> 17 rue Hurkes, L-7591 Beringen, Luxembourg (yves.krippel@mnhn.lu).

différence dans la répartition du gamétophyte et du sporophyte (Rumsey et al. 1990, 1998, 1999, Rumsey & Sheffield 1996). En effet, le sporophyte de *T. speciosum* (fig. 1), très rare, est caractérisé par une distribution extrêmement océanique (Jalas & Suominen 1972, Page 1997) comme sur les côtes ouest en Irlande et en Grande-Bretagne, le long des côtes de Bretagne en France, au Pays Basque, le long de la côte cantabrique espagnole, ainsi qu'aux Açores, à Madère et aux îles Canaries. Une station isolée est actuellement connue dans les Alpes apuanes en Italie. Même si Rasbach et al. (1995, 1999) signalent de jeunes sporophytes dans les Vosges, ces plantules ne semblent pas se développer jusqu'au stade adulte dans nos régions. Au contraire du sporophyte, la génération gamétophytique et notamment les gemmes sont nettement plus tolérantes envers la dessiccation et le gel (Farrar 1985), avec le résultat que le gamétophyte de certaines espèces, comme par exemple celui de *T. speciosum* dans nos régions, peut survivre et coloniser des sites où le sporophyte a disparu depuis longtemps. Le prothalle de *T. speciosum*, qui pousse généralement dans des fentes, des cavités d'érosion ou des grottes est donc bien représenté dans des régions à caractère nettement moins océanique et peut être trouvé à plus de 1.000 kilomètres de la population de sporophyte la plus proche (Rumsey et al. 1990, Vogel et al. 1993). Après sa découverte dans la Petite Suisse luxembourgeoise, le gamétophyte de *T. speciosum* a été trouvé à de nombreuses reprises sur le continent, entre autres dans les Vosges (Rasbach et al. 1993, 1995, 1999, Jérôme et al. 1994, Bizot 2000), en Saxe dans l'Elbsandsteingebirge (Vogel et al. 1993), en Rhénanie du Nord - Westphalie (Bennert et al. 1994), en Rhénanie-Palatinat (Rasbach et al. 1993, Bujnoch & Kottke 1994, Bujnoch 1995, 1996, 2000, Kottke 1999) et en Bavière (Kirsch & Bennert 1996, Horn & Elsner 1997).



Fig. 1. Le sporophyte de *Trichomanes speciosum* dans une de ses rares stations en Grande-Bretagne (photo prise par l'auteur en avril 2000). Les frondes, finement disséquées, ont une taille de 20 à 45 cm et une forme grossièrement ovale à ovale-lancéolée.

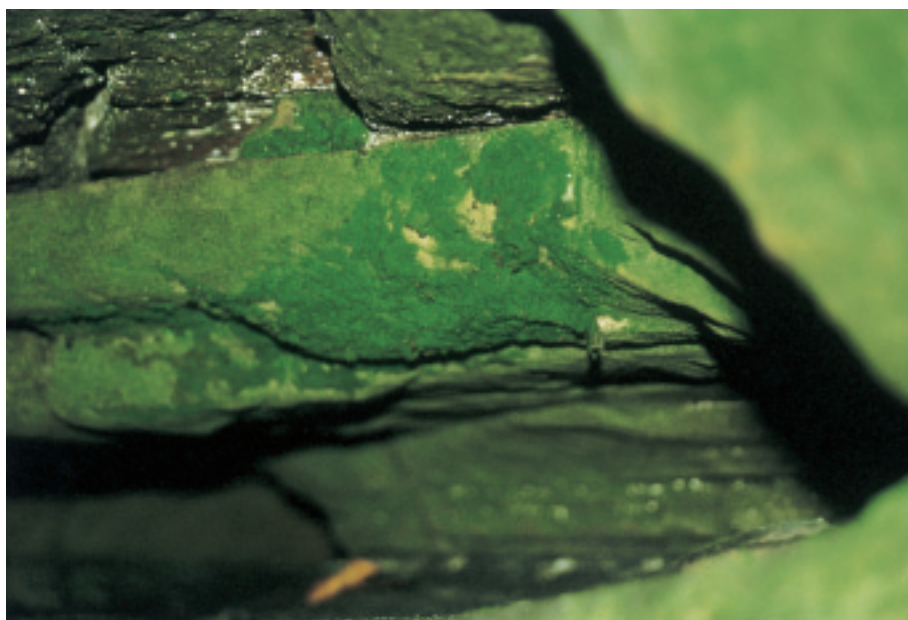


Fig. 2. Le gamétophyte de *Trichomanes speciosum* recouvrant une partie du plafond d'une cavité d'érosion au niveau d'un affleurement de grès de Luxembourg, en milieu forestier, près de Schoos (photo prise par l'auteur en février 2000).

En ce qui concerne le Luxembourg, des prospections ponctuelles ont révélé quelques stations supplémentaires dans la Petite Suisse luxembourgeoise (Colling & Reichling 1996, Reichling 1997, Colling & Krippel 2001); toutefois, aucune recherche systématique n'avait jamais été effectuée jusqu'à ce jour. Comme *Trichomanes speciosum* et *Dicranum viride* représentent les deux seules espèces du règne végétal parmi les espèces de la liste de l'annexe II de la directive 'Habitats', présentes au Luxembourg, il semblait cependant intéressant de mieux connaître la distribution de *T. speciosum*. En 1999 et 2000, la région du grès de Luxembourg fut donc prospectée de manière systématique dans le but de rechercher le gamétophyte, de localiser les stations de l'espèce, d'évaluer si possible l'état et/ou la taille des populations et de définir les caractéristiques des stations.

## 2. Description du gamétophyte de *Trichomanes speciosum*

A l'œil nu, le gamétophyte de *Trichomanes speciosum* (fig. 2) se présente sous forme de flocons, coussinets ou tapis, constitués de filaments extrêmement fins. A l'état hydraté, sa couleur est d'un vert franc, presque fluorescent. En se déshydratant, la couleur passe au vert-bleu métallique. La consistance et l'aspect de ces flocons, coussinets ou tapis étant très caractéristiques, leur présence ne peuvent en principe échapper à un œil exercé. La structure du gamétophyte sous le microscope est assez spectaculaire. C'est d'ailleurs la méthode à 100% sûre de le distinguer de certaines algues vertes filamenteuses ou du protonéma de certaines mousses. Le gamétophyte de *T. speciosum* est constitué de filaments qui sont disposés à angle droit et formés

de cellules de  $\pm 40\text{-}55\ \mu\text{m}$  d'épaisseur et  $150\text{-}300\ \mu\text{m}$  de longueur (Rumsey & Jermy 1998). L'analyse microscopique montre également les nombreux chloroplastes (ce qui permet entre autres la distinction par rapport à une algue verte) ainsi que les cloisons transversales, de même que la présence de fins rhizoïdes, de gemmes et de gemmiphores (ce qui permet la distinction par rapport au protonéma de certaines mousses) (figs 4 & 5). Les principaux caractères sont déjà bien observables avec une bonne loupe (par exemple sous un grossissement de 20x), même sur le terrain.

Notons que la petite taille de ce gamétophyte et ses habitats peu accessibles ne facilitent pas sa découverte. Comme il pousse au plus profond de cavernes, cavités d'érosion et fentes rocheuses, il n'est en général observable dans son milieu naturel qu'à l'aide d'une torche électrique. L'espèce s'adapte cependant parfaitement à ces endroits confinés, d'autant plus que la faible luminosité empêche en grande partie le développement d'espèces concurrentes. Selon Rumsey & Sheffield (1996), le prothalle de *Trichomanes speciosum* occupe des microsites ne présentant, en moyenne, que 1% de la radiation photosynthétiquement utile par rapport à des mesures effectuées à l'extérieur. En l'absence de toute concurrence, le gamétophyte forme des colonies presque pures, mais celles-ci peuvent être entremêlées de bryophytes aux endroits plus exposés. La surface qu'occupent les colonies peut varier de quelques  $\text{mm}^2$  à plusieurs  $\text{dm}^2$ ; leur épaisseur peut varier de  $\pm 1\ \text{mm}$  à  $\pm 1\ \text{cm}$ .

### 3. Matériel et méthodes

Le but de la recherche était de délimiter l'aire de répartition de *Trichomanes speciosum* au Luxembourg. Suite aux premières découvertes en Petite Suisse et vu l'abondance des stations trouvées sur substrat gréseux (grès liassique, grès bigarré, etc.) dans les pays voisins, il semblait évident de commencer les recherches intensives sur grès de Luxembourg en partant de la Petite Suisse. En plus des considérations géologiques et géomorphologiques, les différents feuillets des cartes topographiques au 1:20.000 (Administration du Cadastre et de la Topographie 1989) ont été étudiés afin de rechercher toute indication de falaises et rochers naturels. Sur cette base, les sites potentiellement favorables ont été visités de manière systématique. A l'aide d'une torche électrique, d'innombrables fissures et cavernes d'érosion ont été prospectées afin de déceler le gamétophyte de *T. speciosum*.

En 1999, les investigations se sont avant tout concentrées sur la Petite Suisse proprement dite, les 'Noumerlayen', les 'Mamerlayen', ainsi que les régions avoisinantes. En 2000, la zone d'étude a été élargie à toute la région gréseuse. Vu les découvertes du prothalle sur substrat non gréseux dans les régions voisines (Kottke 1999), des prospections sur Dévonien, bien que plutôt ponctuelles, ont également été entreprises. En cas de présence du gamétophyte, quelques détails liés à la station comme les caractéristiques de l'habitat, la surface couverte par la (ou les) colonie(s), etc., ont été notés et la station indiquée sur la carte topographique à l'échelle du 1:20.000. Notons que les 'anciennes' stations (Colling & Reichling 1996, Reichling comm. pers.) ont été en grande majorité revisitées afin de déterminer les coordonnées exactes et les caractéristiques des colonies. Les coordonnées des différentes stations furent saisies sur le terrain à l'aide d'un récepteur GPS du type Garmin III. La conversion en coordonnées Gauss-Luxembourg a été effectuée à l'aide du récepteur GPS en définissant une grille d'utilisateur (User Grid) avec les paramètres suivants: long. origin. E 006°10.000', scale 0.10000, false E 8000.0, false N -542239.0; ainsi qu'une date d'utilisateur

(User Datum) avec les paramètres:  $Dx=-263$  m,  $Dy=76$  m,  $Dz=45$  m,  $Da=-251$  m,  $Df=-0.1419270$  (comme défini par l'Administration du Cadastre et de la Topographie). Lorsque la détermination sur le terrain à l'aide d'une loupe 20x laissait des doutes, un prélèvement fut effectué en vue d'une vérification sous loupe binoculaire ou microscope. Pour quelques stations, des échantillons ont parallèlement été pris en vue d'une analyse d'ADN, par le Natural History Museum à Londres, afin de détecter une variation éventuelle entre les populations de *Trichomanes speciosum*.

#### 4. Résultats

La prospection systématique des endroits potentiellement favorables à la croissance du gamétophyte a permis de recenser au Luxembourg jusqu'à fin mars 2001, au total 100 stations du gamétophyte de *Trichomanes speciosum*, dans 69 carrés kilométriques différents. On constate que le prothalle de cette Hymenophyllaceae est répandu dans la région du grès de Luxembourg de la Petite Suisse luxembourgeoise. Les stations sont particulièrement nombreuses sur le territoire des communes de Berdorf, Beaufort et Consdorf. Il est régulièrement présent dans des endroits favorables jusque dans la

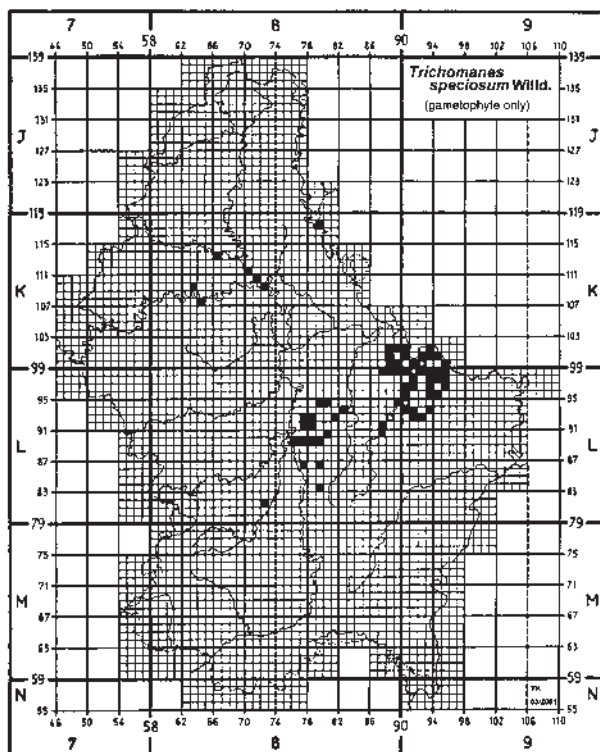


Fig. 3. Carte de répartition du gamétophyte de *Trichomanes speciosum* au Luxembourg, sur base des réseaux I.F.B.L. et Gauss-Luxembourg. Les carrés à point blanc représentent les carrés kilométriques où des stations étaient déjà connues avant l'inventaire systématique. Situation à la date du 31/3/2001.

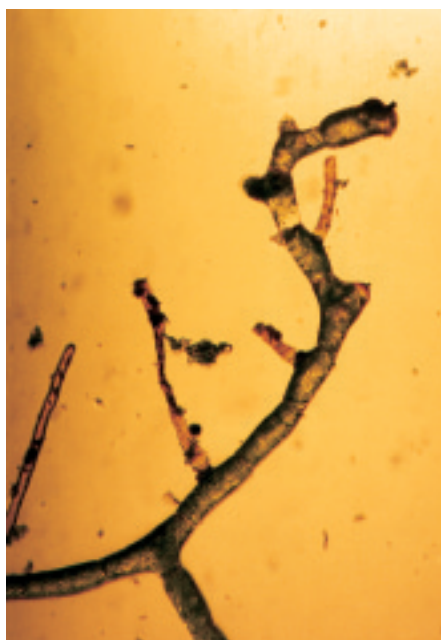


Fig. 4. Détails des filaments de gamétophyte de *Trichomanes speciosum*, montrant la ramification à angle droit, les rhizoïdes unicellulaires brunâtres et les cassures au niveau des cellules porteuses de gemmes; épaisseur du filament  $\pm 42 \mu\text{m}$  (photo L. Reichling, 21/1/1997).



Fig. 5. Détail de filament de gamétophyte de *Trichomanes speciosum*, illustrant les parois cellulaires perpendiculaires et les nombreux chloroplastes; échantillon des Vosges, épaisseur du filament  $\pm 42 \mu\text{m}$  (photo F. Sauber, Centre Universitaire Luxembourgeois, 18/12/1995).

vallée de l'Alzette. Notons cependant que, vu l'abondance des sites dans quelques carrés kilométriques au niveau de la région gréseuse de la Petite Suisse, un certain nombre de stations n'a pas été repris à titre isolé, même si on pouvait les considérer comme 'nouvelles stations' étant donné qu'on considère des populations comme étant distinctes si elles sont espacées de 10 mètres au minimum (Rasbach et al. 1995). Le nombre de stations vues est donc de loin supérieur au nombre de stations indiquées pour certains carrés kilométriques. Cette situation est notamment valable pour l'Aesbech et la Haupeschaach. L'espèce est par contre fort rare dans les 'Noumerlayen' et même totalement absente dans d'autres régions, comme par exemple dans les 'Gorges du Loup' près d'Echternach, ou dans les 'Mamerlayen' près de Mersch. Jusqu'à présent une seule station a été trouvée à l'ouest de l'Alzette. La découverte de *T. speciosum* sur schiste dévonien n'était pas une surprise, car depuis 1994 une station découverte par R. Viane est connue en Belgique près de La Roche-en-Ardenne (Rasbach et al. 1995, Reichling 1997). Après que Kottke (comm. pers.) ait signalé pour la première fois le gamétophyte sur Dévonien en Ardenne luxembourgeoise, entre Kautenbach et Goebelsmühle, des recherches précises ont permis de recenser plusieurs stations dans une région assez vaste. Sur les schistes dévoniens, le gamétophyte ne rencontre toutefois que des conditions suboptimales

(Kirsch & Bennert 1996) et les populations sont en général assez petites. La carte de répartition (fig. 3) montre la distribution actuelle du gamétophyte de *T. speciosum* au Luxembourg.

Pour les différentes stations, la taille de la population a été évaluée. Notons qu'il ne s'agit que d'une estimation grossière, étant donné que la croissance de l'espèce au fond de fissures et fentes rendait, à de nombreuses reprises, l'appréciation assez difficile. La taille des populations n'est donc à considérer qu'à titre indicatif; elle donne cependant une bonne idée pour savoir s'il s'agit d'une petite, moyenne ou grande colonie (fig. 6). En général, la taille des populations est assez petite et dans 82% des cas elle ne dépasse pas le dm<sup>2</sup>. La plus petite population s'est présentée sous forme de quelques filaments qui ne dépassaient pas au total 0,5 cm<sup>2</sup>. La plus belle station a été trouvée sur le plafond d'une fissure au niveau d'un bloc rocheux à quelques mètres d'un cours d'eau, avec une taille approximative de 0,5 m<sup>2</sup> en surface continue.

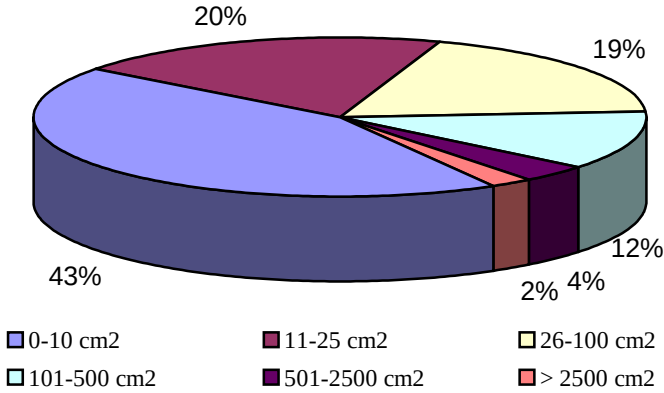


Fig. 6. Répartition des stations de *Trichomanes speciosum* au Luxembourg en fonction de la taille des coussinets ou tapis du prothalle.

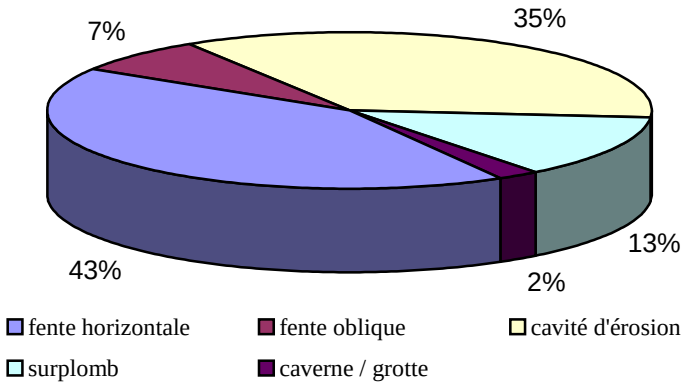


Fig. 7. Répartition des stations de *Trichomanes speciosum* au Luxembourg en fonction de l'habitat occupé par le prothalle.

En ce qui concerne l'habitat, nous avons constaté une nette préférence pour les fentes, en moindre mesure les cavités d'érosion (fig. 7). Les fentes et fissures d'érosion occupées par le gamétophyte étaient, sur grès de Luxembourg, presque toujours horizontales; des fentes faiblement obliques n'ont été observées qu'exceptionnellement. Sur Dévonien par contre, le gamétophyte occupe - vue la schistosité - exclusivement des fentes obliques, voire verticales. *Trichomanes speciosum* colonise soit le fond de la fissure - c'est généralement le cas des fissures peu profondes - soit le plafond de celles-ci, soit le fond et une partie du plafond. En ce qui concerne les cavités d'érosion, les flocons ou coussinets occupent généralement le plafond de la cavité. Quelques rares stations sont caractérisées par la croissance du gamétophyte au niveau de surplombs. Dans ce cas, il s'agissait quasi exclusivement de stations à proximité d'un cours d'eau et donc caractérisées par une humidité de l'air constamment élevée.

Les falaises, rochers et blocs abritant des stations de *Trichomanes speciosum* sont presque exclusivement situés en milieu forestier. Environ 20% des stations sont en plus localisées à proximité immédiate d'un cours d'eau. L'orientation des falaises et rochers ne semble à première vue pas avoir d'influence sur la présence ou non du gamétophyte, un fait déjà observé dans les pays voisins et notamment dans la région voisine allemande du côté de Bollendorf (Bujnoch & Kottke 1994). En ce qui concerne la hauteur par rapport au sol, les populations de *T. speciosum* ne semblent pas avoir une nette préférence. Nous avons trouvé le gamétophyte dans des fentes ou cavités situées à 10 cm du sol, aussi bien que dans des fentes ou sous des surplombs à 250 cm de celui-ci. Remarquons néanmoins que dans des zones moins propices, c'est-à-dire à humidité de l'atmosphère plus faible, il a tendance à occuper des fentes ou des cavités situées plus proches du sol et par conséquent moins exposées. Plus de la moitié des microsites de *T. speciosum* était située à moins de 1 m par rapport au sol. Notons que 'par rapport au sol' désigne ici la distance qui sépare la cavité du pied de la falaise ou du bloc rocheux; dans le cas de pentes, le fond du vallon peut être situé beaucoup plus bas.

Afin de détecter une variation éventuelle entre les populations de *Trichomanes speciosum*, des chercheurs du Natural History Museum à Londres utilisent depuis quelques années des techniques d'analyses génétiques. Ces techniques et notamment l'extraction de l'ADN et son amplification sont décrites par Rumsey et al. (1996). En utilisant une région non codante de l'ADN du chloroplaste, des variations de longueurs des différents fragments permettant de les séparer par électrophorèse sur des gels de polyacrylamide ont permis de distinguer deux génotypes, caractérisés respectivement comme variante 'nord' et variante 'sud' (Rumsey et al. 1996). Une adaptation de la technique, avec séquençage de  $\pm 1000$  paires de la région du trnL (UAA) intron et exon de l'ADN du chloroplaste, donc de la région coupée auparavant par des enzymes de restriction, permet d'obtenir plus d'informations et de déceler même des mutations ponctuelles (Rumsey comm. pers.). L'analyse de quelques échantillons luxembourgeois a montré une variation vers le milieu de la séquence, avec le remplacement d'une base G (guanine) par une base A (adénine) pour deux stations de la région de Berdorf; mutation qui semble être géographiquement très localisée. La localisation restreinte de ce génotype peut s'expliquer par l'absence actuelle de sporophytes dans nos régions, qui fait qu'une large dispersion par voie de spores est exclue.

## 5. Conclusions

Le gamétophyte de *Trichomanes speciosum* est donc relativement répandu sur grès de Luxembourg, avec une abondance de sites en Petite Suisse proprement dite et au niveau de la région Rollingen-Beringen-Angelsberg. L'absence ou la rareté de l'espèce dans d'autres régions semblent être liées à la nature de la roche, comme par exemple dans les 'Gorges du Loup' ou les 'Noumerlayen', étant donné que le grès de Luxembourg présente ici une plus grande teneur en calcaire; ou bien intervient le facteur humidité, comme par exemple au niveau du 'Gréngewald', dans les 'Mamerlayen' et certaines parties des 'Noumerlayen', où le climat est nettement moins atlantique. Il semble par contre que le gamétophyte de *T. speciosum* soit bien représenté sur Dévonien. Malgré que la découverte de l'espèce en Ardenne luxembourgeoise soit encore relativement récente, sept stations sont déjà connues et la facilité de leur découverte laisse supposer que le gamétophyte soit relativement répandu dans cette région. La carte de répartition de *T. speciosum* n'est donc à considérer que comme provisoire, car des investigations complémentaires dans d'autres sites potentiellement favorables, notamment sur Dévonien, devraient en principe révéler des stations supplémentaires.

Le statut actuel de *Trichomanes speciosum* pour le Luxembourg est qualifié de 'rare' (R) (Colling & Reichling données non publiées). Malgré le grand nombre de sites actuellement connus, cette appréciation reste tout à fait justifiée, vu la spécificité de la niche écologique occupée et la petite taille des populations. Le gamétophyte de *T. speciosum* ne semble cependant pas être menacé dans un avenir immédiat, mais reste vulnérable. Étant donné le caractère discret et non attractif du gamétophyte, un danger par collecte semble peu probable. La présence ou le passage d'invertébrés et de petits mammifères au niveau des microsites ne semble pas non plus problématique, mais laisse même supposer une dispersion zoochore sur courte distance (Kottke 1999). Un changement du microclimat et des conditions de luminosité suite à la mise à nu des rochers par des coupes forestières ou des chablis pourrait cependant constituer une menace réelle.

Les analyses génétiques du matériel luxembourgeois et d'un nombre élevé d'échantillons provenant de toute l'aire européenne semblent indiquer que *Trichomanes speciosum* existe en Europe depuis fort longtemps et y a survécu à la dernière glaciation (Rumsey comm. pers.). Dans cet ordre d'idées, *T. speciosum*, tout comme *Hymenophyllum tunbrigense*, pourrait être considéré comme étant éventuellement un relique de l'aire tertiaire, hypothèse déjà émise par Vogel et al. (1993).

## Remerciements

Je remercie toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont contribué à la présente étude. Je tiens à remercier particulièrement F. Rumsey (Royaume Uni) pour ses précieux renseignements ainsi que pour les analyses génétiques, U. Kottke (D) pour la communication de nouvelles stations sur Dévonien et la mise à disposition de matériel bibliographique, G. Colling (L) pour son soutien et ses remarques judicieuses, P. Diederich (L) pour son aide en vue de la réalisation de la carte de distribution, ainsi que J. Lambinon (B) pour la relecture critique de la première version du manuscrit. Un chaleureux merci également à L. Reichling (L) pour les nombreuses informations et communications personnelles, ainsi que pour la mise à disposition des photos prises sous microscope.

## Références

- Bennert, H. W., W. Jager, W. Leonhards, H. Rasbach & K. Rasbach, 1994. - Prothallien des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) auch in Nordrhein-Westfalen. - Flor. Rundbr. 28(1): 80.
- Bizot, A., 2000. - *Trichomanes speciosum* Willd. découvert sur le versant méridional des Vosges. - Le Monde des Plantes 469: 7.
- Bujnoch, W., 1995. - Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 11. Nachtrag. - Dendrocopos 22: 203-210.
- Bujnoch, W., 1996. - Farnfundorte im Regierungsbezirk Trier. 12. Nachtrag. - Dendrocopos 23: 228-233.
- Bujnoch, W., 2000. - Farnfundorte im ehemaligen Regierungsbezirk Trier. 16. Nachtrag. - Dendrocopos 27: 243-244.
- Bujnoch, W. & U. Kottke, 1994. - Der Gametophyt von *Trichomanes speciosum* Willd. im Regierungsbezirk Trier. - Dendrocopos 21: 225-230.
- Colling, G. & Y. Krippel, 2001. - Notes floristiques. Observations faites au Luxembourg (1998-1999). - Bull. Soc. Nat. luxemb. 101: 33-47.
- Colling, G. & L. Reichling, 1996. - Notes floristiques 1994-1995. - Bull. Soc. Nat. luxemb. 97: 25-38.
- Farrar, D. R., 1967. - Gametophytes of four tropical fern genera reproducing independently of their sporophytes in the Southern Appalachians. - Science, N.Y. 155: 1266-1267.
- Farrar, D. R., 1985. - Independent fern gametophytes in the wild. - Proc. Roy. Soc. Edinburgh 86B: 361-369.
- Farrar, D. R., 1992. - *Trichomanes intricatum*: The independent *Trichomanes* gametophyte in the eastern United States. - American Fern Journal 82: 68-74.
- Farrar, D. R., 1993. - Hymenophyllaceae Link, Filmy Fern Family. - In: Flora of North America, Editorial Committee (ed.). Fl. North Amer. 2: 190-197.
- Horn, K. & O. Elsner, 1997. - Neufunde von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) in Unter- und Oberfranken. - Ber. Naturf. Ges. Bamberg 71: 53-68.
- Jalas, J. & J. Suominen (eds.), 1972. - Atlas Florae Europae. Distribution of vascular plants in Europe. Vol.1: Pteridophyta (Psilotaceae to Azollaceae). - The Committee for Mapping the Flora of Europe and Societas Biologica Fennica Vanamo, Helsinki.
- Jérôme, C., H. Rasbach & K. Rasbach, 1994. - Découverte de la fougère *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) dans le massif vosgien. - Le Monde des Plantes 450: 25-27.
- Kirsch, H. & Bennert, H. W., 1996. - Erstnachweis von Gametophyten des Hautfarns *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) in Bayern. - Nachr. naturwiss. Mus. Aschaffenburg, 103: 119-133.
- Kottke, U., 1999. - Neue Gametophytenstandorte von *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) im Regierungsbezirk Trier und die Bedeutung der vegetativen Vermehrung für die Verbreitung der Art in Mitteleuropa. - Dendrocopos 26: 365-386.
- Page, C. N., 1997. - *Trichomanes speciosum* Willd. - In: The ferns of Britain and Ireland, 2d ed.: 375-380. Cambridge University Press.
- Raine, C. A., D. R. Farrar & E. Sheffield, 1991. - A new *Hymenophyllum* species in the Appalachians represented by independent gametophyte colonies. - American Fern Journal 81(4): 109-118.
- Rasbach, H., K. Rasbach & C. Jérôme, 1993. - Über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae) in den Vogesen (Frankreich) und dem benachbarten Deutschland. - Carolina 51: 51-52.

- Rasbach, H., K. Rasbach & C. Jérôme, 1995. - Weitere Beobachtungen über das Vorkommen des Hautfarns *Trichomanes speciosum* Willd. in den Vogesen und dem benachbarten Deutschland. - *Carolinea* 53: 21-32.
- Rasbach, H., K. Rasbach, C. Jérôme & G. Schropp, 1999. - Die Verbreitung von *Trichomanes speciosum* Willd. (Pteridophyta) in Südwestdeutschland und in den Vogesen. - *Carolinea* 57: 27-42.
- Reichling, L. (coll. R. Thorn), 1997. - *Trichomanes speciosum* Willd., un mystérieux passager clandestin. - *Adoxa* 15/16: 1-4.
- Rumsey, F. J., E. Sheffield & D. R. Farrar, 1990. - British Filmy Fern gametophytes. - *Pteridologist* 2: 40-42.
- Rumsey, F. J., S. J., Ji. J., Russel, J. A. Barret, & M. Gibby, 1996. - Genetic variation in the endangered filmy fern *Trichomanes speciosum* Willd. - In: J. M. Camus, M. Gibby and R. J. Johns (editors). *Pteridology in Perspective*, pp. 161-165, Royal Botanic Gardens Kew.
- Rumsey, F. J. & E. Sheffield, 1996. - Inter-generational ecological niche separation and the 'independent gametophyte' phenomenon. - In: J. M. Camus, M. Gibby and R. J. Johns (editors). *Pteridology in Perspective*, pp. 563-570, Royal Botanic Gardens Kew.
- Rumsey, F. J. & A. C. Jermy, 1998. - *Trichomanes speciosum* gametophytes. - In: T. C. G. Rich & A. C. Jermy. *Plant Crib 1998*, pp. 16-17, BSBI.
- Rumsey, F. J., A. C. Jermy & E. Sheffield, 1998. - The independent gametophytic stage of *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae), the Killarney Fern and its distribution in the British Isles. - *Watsonia* 22: 1-19.
- Rumsey, F. J., J. C. Vogel, S. J. Russel, J. A. Barret & M. Gibby, 1999. - Population structure and conservation biology of the endangered fern *Trichomanes speciosum* Willd. (Hymenophyllaceae) at its northern distributional limit. - *Biological Journal of the Linnean Society* 66: 333-344.
- Vogel, J. C., S. Jessen, M. Gibby, A. C. Jermy & L. Ellis, 1993. - Gametophytes of *Trichomanes speciosum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta) in Central Europe. - *Fern Gaz.* 14 (6): 227-232.

