

MATTHIAS AHRENS

Zum Vorkommen und zur Ökologie des Lebermooses *Lejeunea lamacerina* (STEPH.) SCHIFFN. im Nordschwarzwald

Kurzfassung

Das Lebermoos *Lejeunea lamacerina* (STEPH.) SCHIFFN. (Lejeuneaceae) wurde an zwei Fundstellen am nordwestlichen Rand des Nordschwarzwalds südlich und südöstlich Ettlingen (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland) festgestellt. Aus Deutschland lag bisher nur eine ältere, fragliche Angabe aus dem Nordschwarzwald vor. Das Moos wurde im Gebiet in schattigen, luftfeuchten Bachklingen im Bereich von Buchenwäldern beobachtet. Die Vergesellschaftung der Art wurde untersucht. Bemerkenswert ist die oft hohe Artenzahl der Bestände. Reife Sporenkapseln wurden während des ganzen Jahres ständig beobachtet. Die Anzahl der Sporen pro Kapsel liegt zwischen 1140 und 1950 (Mittelwert 1628). Die Keimung der Sporen und die Entwicklung des Protonemas wurden im Gelände verfolgt. Im Gelände wurden öfters Regenerationsprossen festgestellt. Das Moos lässt sich der Lebensstrategie-Kategorie der "long-lived shuttle"-Arten zuordnen.

Abstract

Notes on the occurrence and ecology of the liverwort *Lejeunea lamacerina* in the Northern Black Forest (Southwest Germany)

The liverwort *Lejeunea lamacerina* (STEPH.) SCHIFFN. (Lejeuneaceae) is reported from two localities on the northwestern fringe of the northern Black Forest south and southeast of Ettlingen (Baden-Württemberg, Southwest Germany). Besides one doubtful report, this is the first record of this species in Germany. The plants are growing in shaded humid ravines in beech forests, mainly on sandstone boulders (Lower Triassic) in the flood-zone of streams. Along the streamsides *L. lamacerina* rarely grows on trees, on soil banks and on rotting wood. The phytosociology of the species was studied. Commonly it is associated with *Thamnobryum alopecurum*, *Brachythecium plumosum*, *Rhynchostegium riparioides*, *Heterocladium heteropterum*, *Isoetecium myosuroides*, *Dicranum fulvum*, *Mnium hornum*, *Grimmia hartmanii* and *Microlejeunea ulicina*. Inspection of the communities, in which *L. lamacerina* is present, revealed a considerable bryophyte species richness. Mature sporophytes occur throughout the year. The number of spores per capsule varies from 1140 to 1950 (mean 1628). The germination of the spores and the development of protonemata were studied in the field. In the field, regenerants are commonly produced. The species belongs to the long-lived shuttle life history strategy type.

Autor

Dr. MATTHIAS AHRENS, Annette-von-Droste-Hülshoff-Weg 9, D-76275 Ettlingen.

1. Einleitung

Das Lebermoos *Lejeunea lamacerina* (STEPH.) SCHIFFN. (Lejeuneaceae) ist in Mitteleuropa nur von wenigen Fundstellen bekannt. Die meisten Nachweise in Europa liegen von den Britischen Inseln vor, wobei die Art hier vor allem in den ozeanisch geprägten Regionen im westlichen Teil von England, in Wales und in Westschottland weit verbreitet ist (BIRKS in HILL, PRESTON & SMITH 1991, PATON 1999). RATCLIFFE (1968) stellt *L. lamacerina* in die "Widespread Atlantic group" Diese Gruppe umfasst Arten, die in Europa ausschließlich oder nahezu ausschließlich in den ozeanischen Gebieten vorkommen (zur Umgrenzung vergleiche RATCLIFFE 1968, Fig. 1) und in diesen Regionen eine weite Verbreitung besitzen. Außerhalb der Britischen Inseln ist das Moos aus Frankreich (Schwerpunkt in Westfrankreich), aus Spanien (vor allem aus Nordwestspanien) und aus Portugal bekannt. Daneben liegen Nachweise aus Nord- und Mittelitalien vor (Regionen Piemont und Toskana, ALEFFI & SCHUMACKER 1995). In neuerer Zeit wurde *L. lamacerina* auch an mehreren Fundstellen in Belgien (SOTIAUX & DUVIVIER 1983, SCHUMACKER 1985) und an einem Fundort in der Südschweiz (Tessin, GEISSLER 1987) beobachtet. Die nördlichsten Nachweise in Europa sind aus Nordirland und Schottland bekannt. Die Angabe von den Färöer-Inseln (BOESEN, LEWINSKY & RASMUSSEN 1975) ist nach SÖDERSTRÖM (1995) unsicher. Außerdem kommt das Moos auf den Azoren, auf Madeira und auf den Kanarischen Inseln vor, ebenso auf den Kapverden (EGGERS 1982) und im Iran (FREY & KÜRSCHNER 1991). Eine Karte der europäischen Verbreitung findet sich in GEISSLER (1987). Nach SCHUSTER (1980) gehören die aus Nordamerika bekannten Pflanzen zu subsp. *geminata* R. M. SCHUST., die morphologisch eine Mittelstellung zwischen der in Europa vorkommenden Unterart *L. lamacerina* subsp. *lamacerina* und *L. patens* LINDB. einnimmt. Die statistischen Untersuchungen von GREIG-SMITH (1954) haben gezeigt, dass sich die europäischen Populationen von *L. lamacerina* und *L. patens* dagegen in mehreren Merkmalen unterscheiden. Aus Deutschland lag bisher nur eine fragliche, unsichere Angabe von *L. lamacerina* vor. Nach MÜLLER (1954) wurde das Moos im Jahr 1951 von BUCHLOH an Felsen neben einem kleinen Wasserfall oberhalb Reichental

im Nordschwarzwald bei 380-400 m Meereshöhe entdeckt (TK 25 7216 SW). Als Begleitart wird *L. cavifolia* (EHRH.) LINDB. angegeben. In den Herbarien BUCHLOH und K. MÜLLER im Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe (KR) findet sich jeweils ein Beleg von dieser Fundstelle, wobei die Proben von K. MÜLLER überprüft wurden. Allerdings ist die Herkunft des sehr schlecht erhaltenen Herbarmaterials ungeklärt. GEISSLER (1987) hat die Probe aus dem Herbar von K. MÜLLER in KR untersucht und konnte aufgrund des schlechten Erhaltungszustands der Pflanzen weder bestätigen noch ausschließen, dass es sich um *L. lamacerina* handelt. Eine Nachsuche an Bächen in der Umgebung von Reichental blieb bisher erfolglos.

In neuerer Zeit wurde die Art von VADAM (1996) an einer Fundstelle in den Südwestvogesen gefunden (Dép. Haute-Saône, Massif du Mont-de-Vannes bei Melisey, vergleiche auch FRAHM 2001 und 2002). Ältere Angaben aus den Vogesen fehlen.

L. lamacerina und die in Mitteleuropa weit verbreitete, verwandte Art *L. cavifolia* lassen sich am sichersten durch die Anzahl und die Größe der Ölkörper in den Blattzellen unterscheiden. Bei *L. lamacerina* kommen nur 2-16 (-20) kugelige bis spindelförmige Ölkörper pro Zelle vor. Diese Ölkörper sind schwach gekörnt und insgesamt viel größer als bei *L. cavifolia*, ihre Länge beträgt 2-13 µm. Sie verschwinden nach dem Trocknen der Pflanzen meist rasch. *L. cavifolia* besitzt dagegen 25-70 homogene, glatte und glänzende, kugelige bis eiförmige oder ellipsoidische Ölkörper pro Zelle, die nur 1-4 (-6) µm lang sind. Die Ölkörper bleiben hier bei getrockneten Pflanzen meist längere Zeit (oft viele Jahre) erhalten. Es ist daher am einfachsten, wenn Frischmaterial untersucht wird. Bei der Bestimmung älterer Herbarproben können dagegen Schwierigkeiten auftreten. Kennzeichnend für *L. lamacerina* sind neben der Anzahl und Größe der Ölkörper vor allem die folgenden Merkmale: Pflanzen oft grün bis dunkelgrün oder hellgrün gefärbt, in dünnen Überzügen wachsend; Blätter häufig entfernt gestellt, wodurch der Stamm teilweise sichtbar ist; Oberlappen flach bis schwach konvex, meist nahezu kreisrund bis verkehrt eiförmig oder abgerundet und breit elliptisch; Unterblätter meist entfernt stehend und relativ klein, etwas kürzer, etwa so lang oder nur bis 1,5 mal länger als die angrenzenden Unterlappen; Unterlappen nicht stark aufgeblasen, an der Spitze mit einem meist geraden, stumpfen Zahn; Kiel meistens gerade oder nur schwach konvex, Winkel zwischen Kiel und Unterrand des Oberlappens meist 110-180°

2. Die Fundregion

Lejeunea lamacerina wurde im Untersuchungsgebiet an zwei Fundstellen beobachtet. Ein Vorkommen liegt an einem Seitenbach der Moosalb zwischen Steinig

und Mühlberg nordöstlich Völkersbach (TK 25 7116 NW) bei einer Meereshöhe von 300-310 m. Die Art wurde an dieser Stelle bereits 1989 von G. PHILIPPI gesammelt (Beleg in KR). Der zweite, im Jahr 2002 entdeckte Fundort ist etwa 3,6 km (Luftlinie) entfernt und befindet sich am Bach unterhalb Windwiesen zwischen Raustett und Brandberg südöstlich Spessart (TK 25 7016 SE). Das Moos wächst hier an einem Seitenbach der Alb zwischen 210 und 230 m Meereshöhe.

Die beiden Vorkommen liegen im Bereich der Schwarzwald-Randplatten am nordwestlichen Rand des Nordschwarzwalds. Diese Randplatten sind Hochflächen, die von den Schichten des Oberen Buntsandsteins gebildet werden und den Nordschwarzwald im Norden und Osten umsäumen. Das Fundgebiet gehört zur naturräumlichen Einheit der Albtaalplatte, eine nach Norden geneigte Hochfläche, die im Osten von der Alb, im Westen vom Oberrheingraben und im Süden von der Murgbucht begrenzt wird (HUTTENLOCHER & DONGUS 1967). Die Hochfläche wird durch die tief eingeschnittenen, engen Täler der Alb und der Moosalb gegliedert. Auf der Abdachungsfläche liegen große, fast ebene, langgestreckte und mehr oder weniger breite, sich nach Norden senkende Höhenrücken. Stellenweise tragen die Hochflächen dünne Lösslehmdecken, die dem Oberen Buntsandstein aufliegen. An den steilen, oft mit periglazialen Blockschutt bedeckten Talflanken sind dagegen die Schichten des Mittleren Buntsandsteins freigelegt. Die stark geneigte Bruchstufe zum Oberrheingraben wird ebenfalls vom Mittleren Buntsandstein gebildet. Die Höhenlage reicht von etwa 550 m im Süden bis knapp 150 m im unteren Albtaal bei Ettlingen. In den wenig widerstandsfähigen und nur gering wasserdurchlässigen Schichten des Oberen Buntsandsteins entspringen zahlreiche Bäche, wobei die Quellen in breiten, flachen Mulden auf den stellenweise mit Lösslehm bedeckten Hochflächen liegen. Diese Gewässer werden daher durch eine gewisse Karbonathärte gekennzeichnet. Die meisten Bäche münden in die Alb und in die Moosalb. An den stark geneigten Hängen der Täler dieser Flüsse liegen steile Bachklingen, die oft tief in die Schichten des Mittleren Buntsandsteins eingeschnitten sind. Die übrigen Bäche entwässern zur Rheinebene, daher haben sich am steilen Westrand des Nordschwarzwalds ebenfalls kurze, steile Klingen gebildet. Ein großer Teil dieser Bäche führt nur zeitweise nach starken Niederschlägen oder nach der Schneeschmelze Wasser (BRILL 1931, HASEMANN 1934, HUTTENLOCHER & DONGUS 1967, METZ 1971).

Auf der Westseite des Nordschwarzwalds steigen die Niederschläge bereits in tieferen Lagen stark an. Das Fundgebiet zeichnet sich daher durch hohe Niederschlagsmengen aus und ist wärmebegünstigt. Nach SCHLENKER & MÜLLER (1978) beträgt die mittlere Jahresniederschlagssumme in Völkersbach 1017 mm (Beobachtungszeitraum 1931-1960). Dieser Ort

liegt rund 1,5 km und 5 km (Luftlinie) von den beiden Fundstellen entfernt auf der Hochfläche bei 400 m Meereshöhe. Temperaturmessstationen fehlen in der näheren Umgebung. SCHLENKER & MÜLLER (1978) nehmen an, dass das Jahresmittel der Lufttemperatur in der Fundregion bei einer Meereshöhe von 250 m etwa 9,5 °C erreicht.

Die Albtalplatte ist überwiegend bewaldet. Auf den bodengünstigen Hochflächen liegen Rodungsinseln mit Dörfern, die von Ackerflächen und Wiesen umgeben werden. In den engen Tälern fehlen dagegen Siedlungen.

Im Jahr 2002 wurden die in Waldgebieten liegenden Bäche und Quellen im Bereich des Naturraums Albtalplatte untersucht. Das Untersuchungsgebiet umfasst das Albtal zwischen Busenbach und Frauenalb einschließlich der Seitentäler sowie die Bäche am Schwarzwaldrand zwischen Ettlingen und Malsch. In dieser Region wurde *L. lamacerina* an 2 und die verwandte Art *L. cavifolia* an 15 von 42 untersuchten Bächen und Quellstellen beobachtet.

3. Ökologie und Vergesellschaftung

An den Fundstellen bei Völkersbach und Spessart wächst *Lejeunea lamacerina* in schattigen und luftfeuchten Bachklingen, die zum Teil tief in die Schichten des Mittleren Buntsandsteins eingeschnitten sind. Diese Klingen liegen im Bereich steiler, bewaldeter Hänge im Moosalbtal und im Albtal. Dabei siedelt die Art an basenreichen, aber kalkarmen Stellen am Mittel- und Unterlauf von Bächen, die ein stärkeres Gefälle aufweisen. *L. lamacerina* ist hier auf rasch durchströmte Abschnitte der Bäche beschränkt. An den Wuchsorten liegen zahlreiche größere Buntsandstein-Blöcke im Bachbett, zwischen denen das Wasser hindurchströmt oder die vom Bach überflossen werden. Manchmal bilden sich daher kleine Wasserfälle. Der Quellbereich und der Oberlauf dieser Bäche liegt auf der angrenzenden, landwirtschaftlich genutzten Hochfläche. Trotzdem ist die Belastung der Gewässer offenbar gering. Das Vorkommen bei Völkersbach befindet sich an einem größeren Bach, der ganzjährig (auch in sommerlichen Trockenperioden) Wasser führt. An der Fundstelle bei Spessart trocknet der Bach dagegen während der Sommermonate oft weitgehend aus, nur ein kurzer Abschnitt führt auch im Sommer wohl immer etwas Wasser. *L. lamacerina* ist hier weitgehend auf diesen kaum trockenfallenden Bachabschnitt beschränkt. Die Wuchsorte liegen im Bereich von Buchenwäldern. Auf den basenhaltigen, ± frischen Böden im Bereich der Bachklingen stocken Waldmeister-Buchenwälder (*Galio odorati*-Fagetum), wobei die Krautschicht meist von *Festuca altissima* beherrscht wird. In der Umgebung der Klingen kommen dagegen ausgedehnte, artenarme Bestände des Luzulo-Fagetum (Hainsimsen-Buchen-

wald) vor, die auf basenarmen Böden wachsen. An der Fundstelle bei Völkersbach befindet sich ein größerer Douglasien-Bestand (*Pseudotsuga menziesii*), stellenweise wurden auch Fichten (*Picea abies*) gepflanzt. Im Bereich der Bachklinge südöstlich Spessart wurde an einer Stelle ebenfalls ein Douglasien-Fichten-Forst angelegt. Die Vegetation des Untersuchungsgebiets wird von OBERDORFER (1954) behandelt.

Im Untersuchungsgebiet wächst *L. lamacerina* vor allem an Buntsandstein-Blöcken im Überflutungsbereich der Bäche. Dabei zeigt die Art eine weite Standortamplitude; tiefelegene, bei Hochwasser häufiger überflutete, jedoch längere Zeit trockenfallende Wuchsorte oder vom Spritzwasser fast ständig durchnässte Flächen werden ebenso besiedelt wie hochgelegene Stellen der Blöcke, die bei Hochwasserlagen nur selten überschwemmt werden. Vereinzelt und in geringer Menge kommt das Moos auch an Blöcken vor, die in der Nähe des Bachs liegen, aber auch bei größeren Hochwasserereignissen kaum überflutet werden. Manchmal siedelt *L. lamacerina* an Felsblöcken, die etwas weiter vom Bach entfernt am Steilhang der Klingen liegen, nur wenig aus der Erde ragen und daher bei stärkeren Niederschlägen regelmäßig vom ablaufenden Regenwasser überflossen werden. Stärker austrocknende Stellen werden jedoch ebenso gemieden wie Standorte, die vom Bach dauernd überflutet werden oder selten trockenfallen. Vereinzelt wächst das Moos auch an größeren oder kleineren Steinen aus Buntsandstein, die am Bach liegen. An der Fundstelle bei Spessart wurde die Art außerdem am zeitweise (bei Hochwasser) überfluteten Grund einer senkrechten, etwas sickerfeuchten, kleinen Buntsandstein-Felsbank am Bachrand beobachtet. In der Klinge im Moosalbtal bei Völkersbach besiedelt *L. lamacerina* auch einen alten, am Bach stehenden Buntsandstein-Grenzstein.

Dabei werden stärker geneigte Gesteinsflächen bevorzugt, Vorkommen an wenig geneigten bis ebenen Stellen der Buntsandstein-Blöcke finden sich seltener. Das Moos wächst meistens direkt auf der Substratoberfläche, kommt aber auch öfters auf den abgestorbenen oder lebenden Sprossen anderer Moosarten vor, etwa auf den aufrechten bis aufsteigenden, großwüchsigen, bäumchenartig verzweigten Sekundärsprossen von *Thamnobryum alopecurum*.

Tabelle 1 zeigt die Vergesellschaftung von *L. lamacerina* an Buntsandstein-Blöcken. An tiefelegenen, öfters überfluteten oder vom Spritzwasser stark beeinflussten Standorten wächst die Art zusammen mit Wassermoosen; an hochgelegenen, nur sehr selten oder kaum überschwemmten Stellen kommt *L. lamacerina* dagegen in Felsmoosgesellschaften vor, wobei Wassermoose hier weitgehend fehlen. Bemerkenswert ist die oft hohe Artenzahl der Bestände. In den kleinen Aufnahmeflächen mit einer Größe von 2-6 dm² (1 dm² = 10 cm x 10 cm) wurden meistens 10-15 Moosarten beobachtet. Stellenweise ist die Artenzahl noch höher,

Sonstige Moose																				
<i>Rhizomnium punctatum</i>	1	1		1	+	1	1	1	1	1	1	+	1	+	1	1	1	1	1	1
<i>Plagiochila porelloides</i>	1	1	2a	1	1	2b	1	2a	1	2a	1	r	1	r	1	1	1	1	1	1
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	1	1	1	+	+	1	1	1	1	1	1	+	1	+	1	1	1	1	1	1
<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	r		+	+	2a	2a	+	+	2a	+	+	2a	+	1	2a	+	+	+	+
<i>Lejeunea cavifolia</i>	2a	2a	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Plagiothecium nemorale</i>	1	1		+			2a													
<i>Eurhynchium swartzii</i>				1																
<i>Metzgeria conjugata</i>				1																
<i>Isoetidium alopecuroides</i>				1																
<i>Metzgeria furcata</i>	+	1	1			1	1	1	1	1	1	1	+	2a	+	+	+	+	+	1
<i>Fissidens cristatus</i>	1	1	1																	
<i>Radula complanata</i>																				
<i>Metzgeria temperata</i>	1	1																		
<i>Plagiothecium succulentum</i>	1	1		1				2a												1
<i>Brachythecium rutabulum</i>																				
<i>Lophocolea bidentata</i>	2a	2a																		
<i>Thuidium tamariscinum</i>																				
<i>Brachythecium populeum</i>																				
<i>Plagiommium rostratum</i>																				
<i>Plagiommium undulatum</i>										2a										
<i>Ctenidium molluscum</i>																				
<i>Thuidium delicatulum</i>																				
<i>Homalia trichomanoides</i>										1										1
<i>Eurhynchium striatum</i>										2a										

Flechten
Lepraria incana

1, 4, 6, 8, 11, 13, 15, 21, 25: (7016 SE) Bach unterhalb Windwiesen zwischen Raustett und Brandberg SE Spessart; 210-230 m; Buntsandstein. 2, 3, 5, 7, 9, 10, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24: (7116 NW) Seitenbach der Moosalb zwischen Steinig und Mühberg NE Volkersbach; 300-310 m; Buntsandstein.

Alle Vegetationsaufnahmen stammen von Buntsandstein-Blöcken an Bächen im Bereich der Waldklingen.

wobei einmal 22 Moosarten in einer Fläche von 3 dm² nachgewiesen wurden (Aufnahme 13). An tiefergelegenen, oft überfluteten und bespritzten, aber regelmäßig trockenfallenden Stellen der Blöcke bildet *L. lamacerina* nur lückige Rasen. Das Moos wächst hier zusammen mit *Rhynchostegium riparioides*, *Fontinalis antipyretica*, *Scapania undulata*, *Amblystegium fluviatile*, *Fissidens pusillus* und *Chiloscyphus polyanthos* var. *polyanthos* (Aufnahmen 1-5). Die Vegetationsaufnahmen lassen sich dem Oxyrhynchietum rusciformis anschließen (kennzeichnende Art: *Rhynchostegium riparioides*), wobei es sich um lückige, artenreiche Bestände der Gesellschaft handelt. An tiefergelegenen, seltener trockenfallenden Standorten im Bach grenzen *Rhynchostegium riparioides*-Bestände an, denen *L. lamacerina* fehlt. Das Oxyrhynchietum rusciformis ist eine in Südwestdeutschland weit verbreitete Wassermoosgesellschaft (PHILIPPI 1956 und 1965, AHRENS 1992). Angrenzende, etwas höhergelegene Flächen der Buntsandstein-Blöcke werden von *Thamnobryum alopecurum*-Beständen besiedelt. Diese Stellen werden bei Hochwasser meist kurzzeitig überflutet und häufig vom Spritzwasser durchnässt. *L. lamacerina* erreicht in lückigen *Thamnobryum alopecurum*-Rasen nicht selten hohe Deckungswerte (Aufnahmen 6-11). Die häufigsten Begleitmoose sind *Brachythecium plumosum*, *Heterocladium heteropterum*, *Rhizomnium punctatum* und *Oxystegus tenuirostris*, wobei diese Arten keine größeren Flächenanteile bedecken. *Thamnobryum alopecurum* ist in Mitteleuropa weit verbreitet. In Gebieten mit kalkarmen Gesteinen ist das basenliebende Moos weitgehend auf Standorte an Bachläufen beschränkt. Vegetationsaufnahmen aus Südwestdeutschland finden sich in PHILIPPI (1965, 1987) und AHRENS (1992). An höhergelegenen Stellen, die nur selten und kurzzeitig bei Hochwasserlagen überflutet oder bespritzt werden, grenzen nicht selten *Brachythecium plumosum*-Bestände an. *Brachythecium plumosum* kennzeichnet eine Wassermoosgesellschaft, die in Mitteleuropa in Regionen mit kalkarmen Gesteinen weit verbreitet ist (Brachythecietum plumosi, vergleiche PHILIPPI 1956 und 1987). Oft werden die Kuppen der am Bach liegenden Blöcke besiedelt. *L. lamacerina* kann in lückigen Rasen von *Brachythecium plumosum* größere Bestände bilden (Aufnahmen 12-15). Die übrigen Begleitarten erreichen selten hohe Deckungswerte; am häufigsten wurden *Racomitrium aciculare*, *Thamnobryum alopecurum*, *Heterocladium heteropterum*, *Grimmia hartmanii*, *Rhizomnium punctatum* und *Eurhynchium praelongum* beobachtet. Vereinzelt finden sich an hochgelegenen, nur selten bei Hochwasser überflossenen oder bespritzten Flächen der Buntsandstein-Blöcke auch *Heterocladium heteropterum*-Bestände, die zwischen Wasser- und Felsmoosgesellschaften vermitteln. An diesen Stellen können die Rasen von *L. lamacerina* ebenfalls große Flächenanteile einnehmen (Aufnahmen 16-17).

Heterocladium heteropterum und *L. lamacerina* sind oft mit *Brachythecium plumosum*, *Dicranum fulvum*, *Oxystegus tenuirostris* und *Rhizomnium punctatum* vergesellschaftet, die sich allerdings nur in geringer Menge nachweisen ließen. Tiefergelegene und öfters überflutete, angrenzende Standorte werden oft von *Thamnobryum alopecurum*-Beständen besiedelt. PHILIPPI (1987) beschreibt ähnliche, an Bächen wachsende *Heterocladium heteropterum*-Bestände aus dem Odenwald. Im Schwarzwald ist *Heterocladium heteropterum* dagegen nicht an Bachläufe gebunden.

Größere Rasen von *L. lamacerina* wurden auch in lückigen *Isothecium myosuroides*-Beständen beobachtet, die an den am Bach liegenden Blöcken weit verbreitet sind (Aufnahmen 18-21). Sie kommen an hochgelegenen Stellen vor, die nur selten bei größeren Hochwasserereignissen überflutet oder bespritzt werden. Teilweise wird von *Isothecium myosuroides* auch die Kuppe der Blöcke besiedelt. An tiefergelegenen, öfters überfluteten Standorten grenzen oft *Thamnobryum alopecurum*-Bestände an, teilweise findet sich hier auch das Brachythecietum plumosi. Die häufigsten Begleitmoose sind *Brachythecium plumosum*, *Heterocladium heteropterum*, *Mnium hornum*, *Dicranum fulvum*, *Grimmia hartmanii* und *Rhizomnium punctatum*, wobei diese Arten kaum hohe Deckungswerte erreichen. Das Aufnahmematerial lässt sich dem Isothecietum myosuroidis anschließen, eine im Schwarzwald weit verbreitete Moosgesellschaft subozeanischer Regionen, die sowohl Felsen und Felsblöcke als auch epiphytische Standorte besiedelt. Vegetationsaufnahmen aus dem Odenwald und dem Schwarzwald wurden von PHILIPPI (1956, 1986, 1993) und DÜLL-HERMANN (1972) veröffentlicht. An hochgelegenen Stellen der Buntsandstein-Blöcke im Bereich der Bacheinschnitte wächst oft das Dicranetum fulvi (kennzeichnende Art: *Dicranum fulvum*). Die Gesellschaft siedelt dabei an Standorten, die nicht oder nur äußerst selten bei Hochwasser überflutet werden. *L. lamacerina* kommt in diesen *Dicranum fulvum*-Beständen nur vereinzelt vor, wobei größere, ausgedehnte Rasen selten zu finden sind (Aufnahmen 22-25). Teilweise wurde das Lebermoos auch an Blöcken beobachtet, die etwas weiter vom Bach entfernt am Steilhang der Bachklingen liegen, nur wenig aus der Erde ragen und vom Dicranetum fulvi besiedelt werden. Diese Blöcke befinden sich bereits außerhalb des Überschwemmungsbereichs der Bäche, werden aber bei stärkeren Niederschlägen regelmäßig vom ablaufenden Regenwasser überflossen. Häufige Begleitarten sind *Mnium hornum*, *Heterocladium heteropterum*, *Hypnum cupressiforme*, *Grimmia hartmanii* und *Rhizomnium punctatum*; stellenweise finden sich auch *Paraleucobryum longifolium*, *Isopterygium elegans* und *Plagiothecium laetum*. An tiefergelegenen, bei Hochwasser kurzzeitig überfluteten Standorten der unmittelbar am Bach liegenden Blöcke grenzen zum Teil *Brachythecium plumosum*-Bestände an; höhergelege-

ne, trockenere Stellen der Blöcke (etwa im Bereich der Kuppen) werden oft von *Dicranum fulvum*-, *Isothecium myosuroides*- oder *Mnium hornum*-Beständen ohne *L. lamacerina* besiedelt. Das *Dicranetum fulvi* ist in den tieferen Lagen des Schwarzwalds weit verbreitet. Vegetationsaufnahmen der epilithischen Moosgesellschaft aus Südwestdeutschland finden sich in PHILIPPI (1986), NEBEL (1986) und AHRENS (1992).

An den beiden Fundstellen von *L. lamacerina* wurde auch vereinzelt *Sematophyllum demissum* beobachtet. Dabei wächst das subozeanisch verbreitete Laubmoos in geringer Menge an Buntsandstein-Blöcken, die im Bereich der Bacheinschnitte liegen. Meistens werden kleine, nur wenig aus dem Waldboden ragende Blöcke besiedelt, wobei das konkurrenzschwache Pioniermoos schwach geneigte Flächen bevorzugt. An den am Bachrand liegenden Blöcken sind *L. lamacerina* und *Sematophyllum demissum* manchmal vergesellschaftet, wobei es sich um hochgelegene Stellen handelt, die bei Hochwasser nicht oder nur sehr selten überflutet werden. Die folgende Vegetationsaufnahme zeigt einen *Sematophyllum demissum*-Bestand, in dem das Lebermoos große Flächenanteile bedeckt.

(7116 NW) Seitenbach der Moosalb zwischen Steing und Mühlberg NE Völkertsbach; 300-310 m; Buntsandstein; kleinerer, niedriger, wenig aus dem Waldboden ragender Buntsandstein-Block am Bach im Bereich der Waldklinge.

Aufnahmefläche 0,02 m²; Neigung 30-40°; Vegetationsbedeckung Moose 70%; Artenzahl Moose 13.

<i>Lejeunea lamacerina</i>	3
<i>Sematophyllum demissum</i>	2a
<i>Heterocladium heteropterum</i>	+
<i>Dicranum fulvum</i>	2b
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2b
<i>Mnium hornum</i>	1
<i>Grimmia hartmanii</i>	1
<i>Orthodicranum montanum</i>	1
<i>Plagiothecium laetum</i>	+
<i>Lophocolea heterophylla</i>	+
<i>Brachythecium plumosum</i>	1
<i>Oxystegus tenuirostris</i>	1
<i>Metzgeria furcata</i>	+

Die Aufnahme lässt sich dem *Sematophyllum demissum* anschließen. *Sematophyllum demissum* wurde in den Buntsandstein-Gebieten des Schwarzwalds, des Odenwalds, des Pfälzer Walds und der Vogesen an zahlreichen Stellen nachgewiesen, im Albtal (einschließlich der Seitentäler) ist das Moos ziemlich verbreitet. Dabei sind die Vorkommen nicht auf Bachklingen oder Bacheinschnitte beschränkt. Eine ausführliche Darstellung der Verbreitung, Ökologie und Vergesellschaftung in Südwestdeutschland und angrenzenden Gebieten findet sich in PHILIPPI (1994). An den beiden Fundstellen bei Völkertsbach und

Spessart kommen neben den bisher beschriebenen Moosgesellschaften auch *Mnium hornum*- und *Hypnum cupressiforme*-Bestände vor, die ebenfalls Buntsandstein-Blöcke in Bachnähe besiedeln. Diese Gesellschaften wachsen jedoch an trockeneren Standorten außerhalb des Überschwemmungsbereichs der Bäche, *L. lamacerina* wurde hier nicht beobachtet. In der Klinge bei Völkertsbach findet sich auch die Flechte *Dermatocarpon luridum* an zeitweise vom Bach überfluteten Flächen der Blöcke.

L. lamacerina ist konkurrenzschwach und wird an den Blöcken leicht von größeren Moosen (also von den meisten Begleitarten) überwachsen, insbesondere von *Thamnobyrium alopecurum*, *Brachythecium plumosum*, *Isothecium myosuroides*, *Rhynchostegium riparioides*, *Eurhynchium praelongum*, *Heterocladium heteropterum*, *Plagiochila porelloides*, *Dicranum fulvum*, *Chiloscyphus polyanthos* und *Mnium hornum*. Besiedelt werden oft Lücken in den Rasen dieser konkurrenzkräftigeren Arten oder lückige Bestände großwüchsiger Moose, ebenso Bereiche am Rand dichter Moosrasen. Die Art zeigt einen ausgeprägten Pioniercharakter. Am Mittel- und Unterlauf der Bäche treten regelmäßig Hochwasserlagen auf, wobei der Moosbewuchs an den bachnahen Blöcken häufig abgerissen wird. Dadurch entstehen nackte Gesteinsflächen, die von *L. lamacerina* offenbar rasch besiedelt werden können. Außerhalb des Überschwemmungsbereichs der Bäche wächst die Art an Blöcken teilweise auf offenen Gesteinsflächen, die nach dem Abrutschen der Rasen großwüchsiger Moose an stark geneigten Stellen freigelegt wurden. In der folgenden Zeit werden die *L. lamacerina*-Rasen dann oft wieder von konkurrenzkräftigeren Moosarten überwachsen. Die Bestände unterliegen daher stärkeren, natürlichen Schwankungen. Vor allem durch Hochwasserereignisse entstehen an den Blöcken immer wieder neue Wuchsorte.

L. lamacerina wächst an den Fundstellen vereinzelt auch epiphytisch auf basenarmer, rissiger oder glatter Borke von Laub- und Nadelbäumen, die unmittelbar am Bach stehen. Epiphytische Vorkommen wurden an *Alnus glutinosa*, *Carpinus betulus*, *Pseudotsuga menziesii* und *Fagus sylvatica* beobachtet, wobei das Moos auf Borke nur kleine Bestände bildet. Die Art ist weitgehend auf den Stammgrund, auf Wurzelansätze und auf freiliegende Wurzeln beschränkt. Sehr selten siedelt *L. lamacerina* auch in geringer Menge an unteren Mittelstamm der Bäume bis in eine Höhe von etwa 1,5 m über dem Waldboden. Die Wuchsorte auf Borke werden bei Hochwasser nicht oder nur selten überflutet.

Tabelle 2 zeigt die Vergesellschaftung von *L. lamacerina* an epiphytischen Standorten. Auf Borke wächst die Art meist zusammen mit *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria temperata*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthodicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*, *Mnium hornum* und *Lophocolea heterophylla*. *Microlejeunea ulicina* ist

Tabelle 2. Vergesellschaftung von *Lejeunea lamacerina* auf Borke

Nummer der Aufnahme	1	2	3	4
Aufnahmefläche (0,01 m ²)	4	3	4	2
Neigung (°)	70	65	X	65
Vegetationsbedeckung Moose (%)	80	80	35	50
Artenzahl Moose	8	12	7	6
<i>Lejeunea lamacerina</i>	2b	2a	1	2b
<i>Microlejeunea ulicina</i>	2a	2a	2b	
Kennzeichnende Arten der Gesellschaften				
<i>Metzgeria temperata</i>	3	2a		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	2a	2b	2b	2b
Kenn- u. Trennarten der Klasse Lepidozietea, der Ordnung Dicranetalia scoparii u. des Verbands Dicrano-Hypnion				
<i>Orthodicranum montanum</i>	1	2b	1	
<i>Plagiothecium laetum</i>	1	2a	1	
<i>Mnium hornum</i>	1	2a		2a
<i>Lophocolea heterophylla</i>		1		1
<i>Isothecium myosuroides</i>				
<i>Plagiothecium curvifolium</i>		2a		
<i>Herzogiella seligera</i>		1		
<i>Tetraphis pellucida</i>				
<i>Isopterygium elegans</i>				1
Sonstige Moose				
<i>Eurhynchium praelongum</i>				2a
<i>Rhizomnium punctatum</i>				
Flechten				
<i>Lepraria incana</i>	2a	+		2b
<i>Cladonia</i> -Primärthalli	1	1		
<i>Cladonia coniocraea</i>				2b

1-4: (7116 NW) Seitenbach der Moosalb zwischen Steinig und Mühlberg NE Völkersbach; 300-310 m; Buntsandstein. 1: SE-E-exp. Stammgrund von *Alnus glutinosa*. 2: E-exp. Stammgrund von *Pseudotsuga menziesii*. 3: Wurzelansatz am Stammgrund von *Pseudotsuga menziesii*. 4: SE-exp. Stammgrund von *Pseudotsuga menziesii*. Alle Vegetationsaufnahmen stammen von Bäumen, die am Bachrand im Bereich der Waldklinge wachsen.

auf Borke an Bäumen im Bereich der Bacheinschnitte ziemlich häufig, vereinzelt besiedelt das subozeanisch verbreitete Lebermoos hier auch Buntsandstein-Blöcke. Die Vegetationsaufnahmen 1 und 2 lassen sich der *Metzgeria temperata*-Gesellschaft zuordnen, eine Pioniergesellschaft, die nur lückige Bestände bildet und meistens am Mittelstamm der Bäume vorkommt. Oft grenzen dichte *Hypnum cupressiforme*-Bestände an, die *Metzgeria temperata* leicht überwachsen können. Die auf niederschlagsreiche Gebiete beschränkte *Metzgeria temperata*-Gesellschaft zeigt eine subozeanische Verbreitung und ist im Schwarzwald in den

unteren und mittleren Lagen ziemlich häufig. Vegetationsaufnahmen aus Südwestdeutschland stammen von AHRENS (1992) und PHILIPPI (1993). Außerdem wurde *L. lamacerina* in lückigen *Hypnum cupressiforme*-Beständen beobachtet, die sowohl den Stammgrund als auch den Mittelstamm der Bäume besiedeln (Aufnahmen 3-4). Diese Gesellschaft ist in Mitteleuropa weit verbreitet und häufig. Aufnahmematerial epiphytischer *Hypnum cupressiforme*-Bestände aus Südwestdeutschland findet sich in WILMANN'S (1962, 1966), PHILIPPI (1972, 1974, 1979, 1993), SCHUHWERK (1986) und AHRENS (1992). Als konkurrenzschwache Art wird *L. lamacerina* auch auf Borke leicht von großwüchsigen Moosen überwachsen, insbesondere von *Hypnum cupressiforme* (daneben auch von *Mnium hornum*, *Eurhynchium praelongum*, *Orthodicranum montanum*, *Plagiothecium laetum* und *P. curvifolium*).

An der Fundstelle bei Völkersbach wurde *L. lamacerina* auch vereinzelt und in geringer Menge an Böschungen unmittelbar am Bachrand beobachtet, wo durch Hochwasserereignisse immer wieder Erde weggespült wird. Das Substrat dieser oft kleinen und niedrigen Erdböschungen ist hier von zahlreichen, meist dünnen Wurzeln durchzogen, die bei Hochwasser freigespült werden. *L. lamacerina* wächst bevorzugt auf diesen freigespülten Wurzeln, deren Durchmesser häufig weniger als einen Millimeter oder nur wenige Millimeter beträgt. Deutlich seltener besiedelt das Moos auch die sandig-lehmige, kalkarme, aber basenhaltige Erde an stark geneigten, natürlich entstandenen Böschungen am Bachrand. Dabei liegen diese Vorkommen an offenerdigen Stellen. Es handelt sich meist um hochgelegene Wuchsorte, die bei Hochwasser nicht oder nur selten überschwemmt werden. Die Vergesellschaftung von *L. lamacerina* auf Erde wird in Tabelle 3 dargestellt. Als Begleitarten treten vor allem *Fissidens bryoides* und *Fissidens taxifolius* auf. Aufnahme 1 lässt sich dem Fissidentetum bryoidis anschließen, eine Pioniergesellschaft, die kalkarme, aber basenreichere Erde besiedelt und an offenerdigen Stellen am Bachrand mehrfach beobachtet wurde. Weitere charakteristische Begleitmoose sind *Pohlia lutescens*, *Atrichum undulatum* und *Dicranella heteromalla*. *Fissidens bryoides* ist im Schwarzwald aufgrund der Basenarmut des Untergrunds nicht häufig, die Vorkommen liegen meist in den Randgebieten mit Kalkinfluss, an Sekundärstandorten (insbesondere an Weg- und Straßenrändern) und an natürlichen Kalkstellen, wobei die Art weitgehend auf untere und mittlere Lagen beschränkt ist. Vegetationsaufnahmen des Fissidentetum bryoidis aus Südwestdeutschland finden sich in PHILIPPI (1965, 1979) und AHRENS (1992). Aufnahme 2 kann als *Fissidens taxifolius*-Bestand klassifiziert werden. Die übrigen Begleitarten (*Fissidens bryoides*, *Eurhynchium swartzii* und *Plagiomnium affine*) erreichen hier nur geringe Deckungswerte. Ähnliche *Fissidens taxifolius*-Bestände wurden im Fundgebiet an mehreren Stellen

Tabelle 3. Vergesellschaftung von *Lejeunea lamacerina* auf Erde

Nummer der Aufnahme	1	2
Aufnahmefläche (0,01 m ²)	1	2
Neigung (°)	65	65
Vegetationsbedeckung Moose (%)	20	30
Artenzahl Moose	12	5
<i>Lejeunea lamacerina</i>	1	1
Kennzeichnende Arten der Gesellschaften		
<i>Fissidens bryoides</i>	2b	1
<i>Fissidens taxifolius</i>	2a	3
Kenn- u. Trennarten des Verbands Dicranellion heteromallae		
<i>Pohlia lutescens</i>	1	
<i>Atrichum undulatum</i>	+	
<i>Dicranella heteromalla</i>	+	
Kenn- u. Trennarten der Ordnung Diplophylletalia u. der Klasse Lepidozietea		
<i>Isoeterygium elegans</i>		
<i>Mnium hornum</i>		
<i>Lophocolea heterophylla</i>		
Sonstige Moose		
<i>Rhizomnium punctatum</i>	1	
<i>Polytrichum formosum</i>	+	
<i>Eurhynchium praelongum</i>	r	
<i>Plagiomnium affine</i>		1
<i>Eurhynchium swartzii</i>		+
Kormophyten		
<i>Dryopteris filix-mas</i>	2a	
(Prothallien u. Jungpflanzen)		
Phanerogamen (Jungpflanzen)		

1-2: (7116 NW) Seitenbach der Moosalb zwischen Steinig und Mühlberg NE Völkersbach; 300-310 m; Buntsandstein; offene Erde an einer stark geneigten, SW-exp. Böschung am Bachrand in einer Waldklinge.

beobachtet, sie besiedeln basenreiche, offenerdige Standorte im Bereich des Bacheinschnitts. *Fissidens taxifolius* ist als basenliebende Art im Schwarzwald ebenfalls nicht häufig. Vegetationsaufnahmen von *Fissidens taxifolius*-Beständen aus Südwestdeutschland wurden in PHILIPPI (1965, 1979), WILMANN (1966) und AHRENS (1992) veröffentlicht. Die beiden Aufnahmen in Tabelle 3 stammen von benachbarten Stellen einer stark geneigten Böschung in Bachnähe. Angrenzende, konsolidierte Flächen dieser Böschung werden zum Teil von *Isoeterygium elegans*-Beständen besiedelt. *L. lamacerina* wird auf Erde leicht von großwüchsigeren Moosen überwachsen, etwa von *Fissidens taxifolius*, *F. bryoides*, *Eurhynchium swartzii* und *E. praelongum*. Die Vorkommen sind daher auf Erdflächen mit einem lückigen Moos-

bewuchs beschränkt. An den stark geneigten Böschungen entstehen jedoch durch Erosionsvorgänge immer wieder neue offenerdige Stellen, die das Moos besiedeln kann, insbesondere durch die Abschwemmung der Erde bei Regenfällen oder durch das Herabstürzen von Erdstücken. Auch bei periodisch auftretenden Hochwasserlagen können sich am Bachrand neue Erdanrisse bilden. Vereinzelt wächst *L. lamacerina* an der Fundstelle bei Völkersbach auch an morschen Laubholz- und Nadelholz-Stümpfen am Bachrand, wobei hier nur sehr kleine Bestände beobachtet wurden. Diese Wuchsorte werden nicht oder nur selten bei Hochwasser überflutet.

Sowohl *L. lamacerina* als auch die verwandte Art *L. cavifolia* sind im Untersuchungsgebiet an Bachläufe oder Quellstellen gebunden. An den beiden Fundstellen von *L. lamacerina* bei Völkersbach und Spessart ließ sich auch *L. cavifolia* nachweisen. Diese Art hat jedoch eine weitere Standortamplitude als *L. lamacerina* und verträgt eine stärkere Austrocknung der Wuchsorte. An der Fundstelle südöstlich Spessart ist *L. lamacerina* weitaus seltener als in der Bachklinge nordöstlich Völkersbach. Das Moos wächst hier kaum in größeren Rasen und ist häufig mit *L. cavifolia* vergesellschaftet. Bei Völkersbach bildet *L. lamacerina* dagegen große Bestände und kommt nur selten zusammen mit *L. cavifolia* vor, wobei diese Mischpopulationen weitgehend auf trockenere Stellen beschränkt sind, die nicht oder nur selten bei Hochwasser überflutet werden. Der Grund für diese Differenz ist vor allem in der unterschiedlichen Wasserführung der beiden Bäche zu suchen. Das Vorkommen nordöstlich Völkersbach liegt an einem größeren, ganzjährig wasserführenden Bach. An der Fundstelle bei Spessart trocknet dagegen der größte Teil des Bachs während der Sommermonate oft weitgehend aus. *L. lamacerina* ist hier ganz überwiegend auf einen kurzen Bachabschnitt beschränkt, der auch im Sommer wohl immer etwas Wasser führt. *L. cavifolia* kommt dagegen entlang des gesamten Bachs vor, wächst also auch an Bachabschnitten, die in sommerlichen Trockenperioden vollkommen austrocknen. Das Moos wurde im Untersuchungsgebiet (Albtal mit Seitentälern) außerdem mehrfach an Bächen beobachtet, die nur kurzzeitig Wasser führen und im Sommer stark austrocknen. Epiphytische Vorkommen von *L. lamacerina* sind im Fundgebiet weitgehend auf den Stammgrund, auf Wurzelansätze und auf freiliegende Wurzeln von Bäumen, die unmittelbar am Bach stehen, beschränkt. *L. cavifolia* wächst dagegen in den Bachklingen auch an deutlich höhergelegenen und trockeneren Stammartien der Bäume. Außerhalb des Untersuchungsgebiets besiedelt *L. cavifolia* auch kalkhaltige Standorte. Nach BIRKS in HILL, PRESTON & SMITH (1991) und PATON (1999) bevorzugt *L. lamacerina* auf den Britischen Inseln insgesamt feuchtere, schattigere und weniger basenreiche Stellen als *L. cavifolia*.

Vegetationsaufnahmen, die *L. lamacerina* enthalten, liegen unter anderem aus den ozeanisch geprägten Regionen Frankreichs vor (Bretagne und Normandie, SCHUMACKER et al. 1981 und 1988; Massif du Morvan,

CAILLET, VADAM & BUGNON 1996; Dép. Corrèze, LE-COINTE et al. 1979), ebenso aus Irland (RICHARDS 1938, v.D.DUNK 1978), aus Wales (YARRANTON 1962), von den Azoren (v.HÜBSCHMANN 1973, SJÖGREN 1978) und von den Kanarischen Inseln (v.D.DUNK 1978, ZIPPEL 1998). Nach den Beobachtungen von CAILLET, VADAM & BUGNON (1996) im Massif du Morvan ist *L. lamacerina* kennzeichnende Art der neu beschriebenen Assoziation Lejeuneetum lamacerinae. Im Untersuchungsgebiet zeigt das Lebermoos eine weite Standortamplitude und wächst als Begleitart in ganz unterschiedlichen Moosgesellschaften. Es erscheint daher kaum sinnvoll, die Vegetationsaufnahmen mit *L. lamacerina* einer eigenständigen Gesellschaft zuzuordnen.

4. Ausbreitungsbiologie und Lebensstrategie

Lejeunea lamacerina bildet an den beiden Fundstellen mäßig bis ziemlich häufig Sporophyten, wobei jedoch an jeder Fundstelle große Häufigkeitsunterschiede zwischen benachbarten Wuchsorten auftreten können. Reife Sporenkapseln wurden hier während des ganzen Jahres ständig beobachtet. Dabei lag der Schwerpunkt zwischen Oktober und Mai. In den Sommermonaten, in denen öfters Trockenperioden auftreten, wurden reife Sporophyten seltener festgestellt (Beobachtungszeitraum Sommer 2002 - Sommer 2003). Nach PATON (1999) finden sich auf den Britischen Inseln zwischen Februar und November reife Sporenkapseln. SMITH (1990) gibt an, dass in dieser Region ebenfalls mehr oder weniger während des ganzen Jahres reife Kapseln vorkommen. Bei den meisten Laub- und Lebermoosarten der temperaten Zone zeigt die Entwicklung der Gametangien und Sporophyten dagegen ein bestimmtes saisonales Muster (LONGTON 1990, STARK 2002). Dabei liegt die Befruchtungsperiode bei der Mehrheit der Arten im Zeitraum zwischen Spätr Frühjahr und Frühherbst. Die Öffnung der Sporenkapseln erfolgt dann oft im Frühjahr oder im Sommer des folgenden Jahres (GRIMME 1903, KRIEGER 1915, LACKNER 1939, JENDRALSKI 1955, VAN DER WIJK 1960, SCHUSTER 1966, LONGTON 1990, STARK 2002). Bisher gibt es jedoch nur wenige detaillierte Untersuchungen zur Phänologie von Lebermoosen (LONGTON 1990). Bei vielen tropischen und subtropischen Moosarten lässt die Entwicklung der Sporophyten wie bei *L. lamacerina* kein ausgeprägtes saisonales Muster erkennen (SCHUSTER 1966, MOTA DE OLIVEIRA & CAVALCANTI PÖRTO 2001). Die große Mehrheit der Vertreter der Familie Lejeuneaceae kommt in den Tropen oder Subtropen vor. Die mittlere Länge der Seta (einschließlich Fuß) von *L. lamacerina* beträgt $1,29 \pm 0,15$ mm (arithmetisches Mittel \pm Standardabweichung), wobei Werte zwischen 0,90 und 1,53 mm vorkamen (untersucht wurden 30 Sporophyten mit gerade geöffneten Kapseln, die im September und Oktober 2002 an der Fundstelle am Steinig NE Völkersbach gesammelt wurden).

Die kugeligen, reifen Sporenkapseln springen in vier regelmäßige Klappen auf. Das Aufplatzen der Kapseln erfolgt im trockenen Zustand. In der noch geschlossenen Kapsel sind die trompetenförmigen Elateren parallel und vertikal angeordnet, wobei ihre Enden mit den Spitzen der Kapselklappen und mit dem Grund der Kapseln verbunden sind. Dabei ist die Anzahl der Elateren pro Kapsel relativ gering. Bei der Öffnung der reifen Sporenkapseln biegen sich die Klappen zurück, wodurch die Elateren gespannt werden. Schließlich reißt das untere, am Kapselgrund befestigte Ende der Elateren ab, die Kapselklappen können sich zurückkrümmen und die an den Spitzen der Kapselklappen festgewachsenen Elateren richten sich auf. Dadurch werden die Sporen ruckartig herausgeschleudert (GOEBEL 1930, MÜLLER 1906-1916 und 1951-1957, SCHUSTER 1966). Die Elateren sind einspirig, besitzen aber nur schwach entwickelte Spiren. Für die Ausbreitung der Sporen sind die hygroskopischen Bewegungen der Elateren nur von untergeordneter Bedeutung.

Die Kapseln enthalten durchschnittlich 1628 ± 229 Sporen (arithmetisches Mittel \pm Standardabweichung), wobei Werte zwischen 1140 und 1950 Sporen pro Kapsel vorkamen (gezählt wurden die Sporen von 10 reifen, voll entwickelten, aber noch nicht geöffneten Kapseln, die im September und Oktober 2002 am Steinig NE Völkersbach gesammelt wurden). Damit ist die Anzahl der Sporen pro Kapsel relativ gering. Die Sporen sind grün mit einer \pm bräunlichen, fein papillösen Wand, die zerstreut vorkommende Kreise aus größeren Papillen aufweist. Größe und Form der Sporen sind variabel. Die reifen Sporen erreichen eine Größe von $35,1 \pm 4,9$ μm x $20,4 \pm 2,0$ μm (Länge x Breite, arithmetisches Mittel \pm Standardabweichung). Dabei lag die Länge der Sporen zwischen 25,0 und 52,5 μm und die Breite zwischen 17,5 und 27,5 μm (untersucht wurden 10 reife Sporenkapseln, die sich gerade geöffnet haben, wobei die Länge und Breite von 30 Sporen pro Kapsel gemessen wurde ($n = 300$); alle Kapseln wurden im September und Oktober 2002 am Steinig NE Völkersbach gesammelt).

Die Sporen keimen bereits vorzeitig in der noch geschlossenen Kapsel (endospore Keimung), werden bei der Kapselöffnung mit voll ausgebildeten Chloroplasten entlassen und können sich rasch weiterentwickeln. Nach einer Teilung oder nach mehreren Teilungen der Spore, bei denen das Exospor nicht durchbrochen, sondern stark gedehnt wird, bildet sich eine zweischneitelige Scheitelzelle. Daraus geht ein thalloses, flaches, einschichtiges, \pm schmales, bandförmiges, einfaches Protonema hervor. Aus der Scheitelzelle des Protonemas entwickelt sich schließlich der junge Spross (Abb. 1). Die dünnwandigen Sporen und die Protonemata sind wahrscheinlich empfindlich gegenüber Austrocknung. Im Gelände keimen nahezu 100% der gebildeten Sporen von *L. lamacerina* und entwickeln Protonemata. Die Sporen der meisten Moosarten

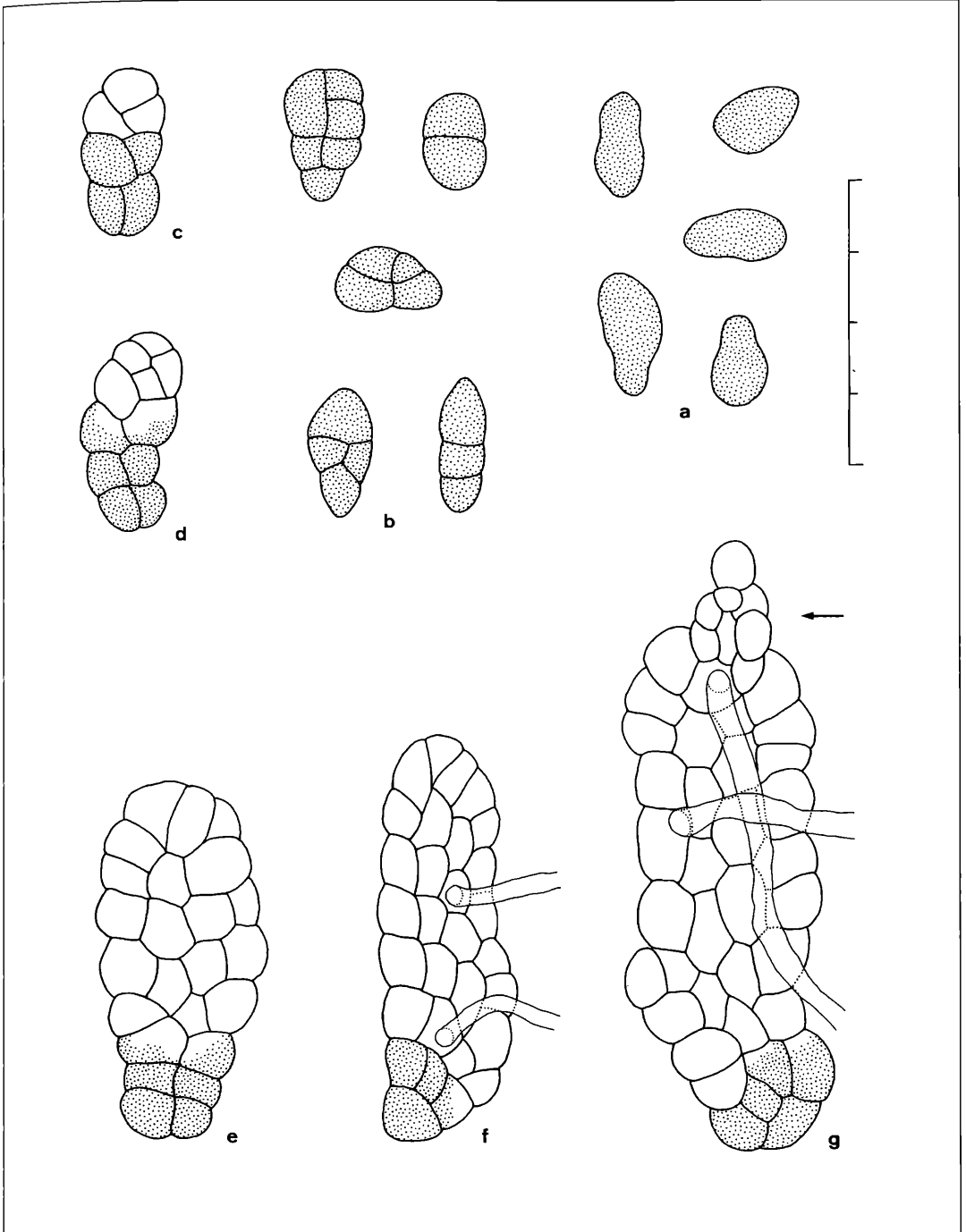


Abbildung 1. *Lejeunea lamacerina* (Deutschland, Baden-Württemberg, Steinig NE Völkersbach, 2001-2002, M. AHRENS). – a-g: Keimung der Sporen und Entwicklung des Protonemas (Exospor punktiert; Pfeil: Junger Spross). Länge des Maßstrichs: 100µm. – Sammeldaten: a: 04.10.2002, b-g: 25.09.2001. – Alle Zeichnungen: M. AHRENS.

besitzen unter Laborbedingungen ebenfalls eine sehr hohe Keimfähigkeit und in vielen Kulturen bilden sich rasch junge Gametophyten. In Feldexperimenten wurde jedoch bisher nur bei wenigen Arten nachgewiesen, dass die Sporen auch im Gelände keimen und Sprosse entwickeln. Experimentelle Untersuchungen ergaben dabei deutliche Unterschiede zwischen verschiedenen Laubmoosarten (LONGTON & MILES 1982, MILES & LONGTON 1987 und 1990, KIMMERER 1991, HASSEL & SÖDERSTRÖM 1999).

Die großen, schweren Sporen und die Protonemata von *L. lamacerina* werden vermutlich vor allem über geringe Entfernungen verfrachtet. Durch die kurze Seta wird die Sporenausbreitung ebenfalls nicht gefördert. Das Moos besiedelt im Gebiet meistens stark geneigte Wuchsorte und es ist wahrscheinlich, dass die Sporen und Protonemata vor allem durch das an den Substratflächen herablaufende Regenwasser verfrachtet werden. Daneben kommt auch eine Ausbreitung durch Hochwasserereignisse und Wind in Frage. Nach LONGTON (1994), (1997) und SÖDERSTRÖM (1994) ist bei großen Moossporen hauptsächlich eine lokale Ausbreitung durch Wasser und Wind anzunehmen, während kleine Sporen mit einem Durchmesser unter 20-25 µm durch Luftströmungen leicht über weite Entfernungen transportiert werden können. Generell nimmt die Ausbreitungsstanz mit der Größe der Moossporen ab. Bei der Lebermoosart *Ptilidium pulcherrimum* (Sporendurchmesser 25-27 µm) werden 43% der freigesetzten Sporen in einem Radius von 2,5 m abgelagert (SÖDERSTRÖM & JONSSON 1989).

An den Fundstellen werden ständig neue, offene Substratflächen durch Hochwasserereignisse, durch das Abrutschen von Moosrasen an stark geneigten Stellen und durch Erosionsvorgänge freigelegt. Die Geländebeobachtungen zeigen, dass in diesen jungen Offenflächen oft zahlreiche Sporen, Protonemata und Protonemata mit Jungpflanzen von *L. lamacerina* vorkommen, ebenso auf abgestorbenen oder lebenden Sprossen von Moosen. Die Art kann daher offene Substratflächen oder abgestorbene Moosspresse wahrscheinlich rasch besiedeln, wenn sie in der unmittelbaren Nachbarschaft liegen.

Bei *L. lamacerina* fehlen spezialisierte, modifizierte Strukturen, die der asexuellen Fortpflanzung dienen (z.B. Brutkörper oder Brutäste). Im Gelände wurden öfters Regenerationssprosse beobachtet, insbesondere an absterbenden und verletzten Sprossen oder an abgetrennten Sprossabschnitten und Blättern. Diese Verletzungen der Pflanzen können vor allem nach Hochwasserereignissen auftreten. Die Regenerationssprosse kommen hauptsächlich an der Rändern der Blätter vor, können sich aber auch vereinzelt auf den Blattflächen bilden. Sie gehen aus Zellkörpern hervor, die sich aus jeweils einer Blattzelle entwickeln (Abb. 2). Manchmal entspringen die Regenerationssprosse auch dem Stamm, wobei sie sich am basiskopen Rand

der Blätter bilden (vergleiche KREH 1909, SCHUSTER 1966). Abgetrennte Blatt- und Sprossfragmente von *L. lamacerina* werden aufgrund ihrer Größe hauptsächlich über geringe Distanzen verfrachtet. Dabei erfolgt die Ausbreitung wahrscheinlich vor allem durch Hochwasserereignisse, Regenwasser und Wind. Dadurch ist ebenfalls eine Besiedlung neu entstandener, benachbarter Offenflächen möglich.

Bei Hochwasserlagen bilden sich oft nackte Substratflächen, wobei allerdings häufig kleine Rasen oder Gruppen von *L. lamacerina*-Pflanzen erhalten bleiben. Ausgehend von diesen Gruppen oder Rasen können die Substratflächen durch klonales Wachstum eventuell erneut besiedelt werden.

Die Untersuchung der Bäche und Quellen in der Fundregion hat gezeigt, dass ein Transport der Sporen, Protonemata oder Blatt- und Sprossfragmente von *L. lamacerina* über weite Strecken (bis zum nächsten Bach) offenbar schwierig ist.

Das Moos lässt sich der von DURING (1979, 1992) beschriebenen Lebensstrategie-Kategorie der "long-lived shuttle"-Arten zuordnen. Wichtige Merkmale, die als kennzeichnend für diese Lebensstrategie betrachtet werden, stimmen mit den eigenen Geländebeobachtungen überein (lange Lebensdauer der Gametophyten, plurienne bis ausdauernde Art; mittlerer Aufwand für die sexuelle Reproduktion, Sporophyten mäßig (bis ziemlich) häufig, monözische Art; asexuelle Fortpflanzung (im engeren Sinn, vergleiche FREY & HENSEN 1995) fehlend, Innovationen jedoch vorhanden; große Sporen (25,0-52,5 x 17,5-27,5 µm), Anzahl der Sporen pro Kapsel relativ gering (1140-1950 Sporen pro Kapsel); Seta kurz (0,90-1,53 mm); Wuchsort nach GIMINGHAM & BIRSE (1957) "Smooth Mat"; Vorkommen an Wuchsorten, die eine mehr oder weniger lange, aber begrenzte Zeit besiedelt werden können, neue Wuchsorte entstehen jedoch immer wieder an der gleichen Stelle oder in der unmittelbaren Nachbarschaft).

5. Gefährdung

In der Bachklinge nordöstlich Völkersbach wächst *Lejeunea lamacerina* in großen Beständen, die insgesamt wenige Quadratmeter einnehmen. Das Vorkommen an der zweiten Fundstelle südöstlich Spessart ist deutlich kleiner und umfasst mehrere Quadratdezimeter, jedoch weniger als einen Quadratmeter.

Die beiden Fundorte liegen in Bachklingen im Bereich steiler, bewaldeter Hänge. An diesen zum Teil schwer zugänglichen Stellen ist der menschliche Einfluss eher gering. Eine Beeinträchtigung der Vorkommen ist vor allem durch forstliche Maßnahmen erkennbar. In den Bacheinschnitten verlaufen Wege, die den Bachläufen folgen. Das Vorkommen bei Völkersbach liegt in der unmittelbaren Nähe eines größeren, befestigten Forstwegs. Negative Auswirkungen sind auch durch

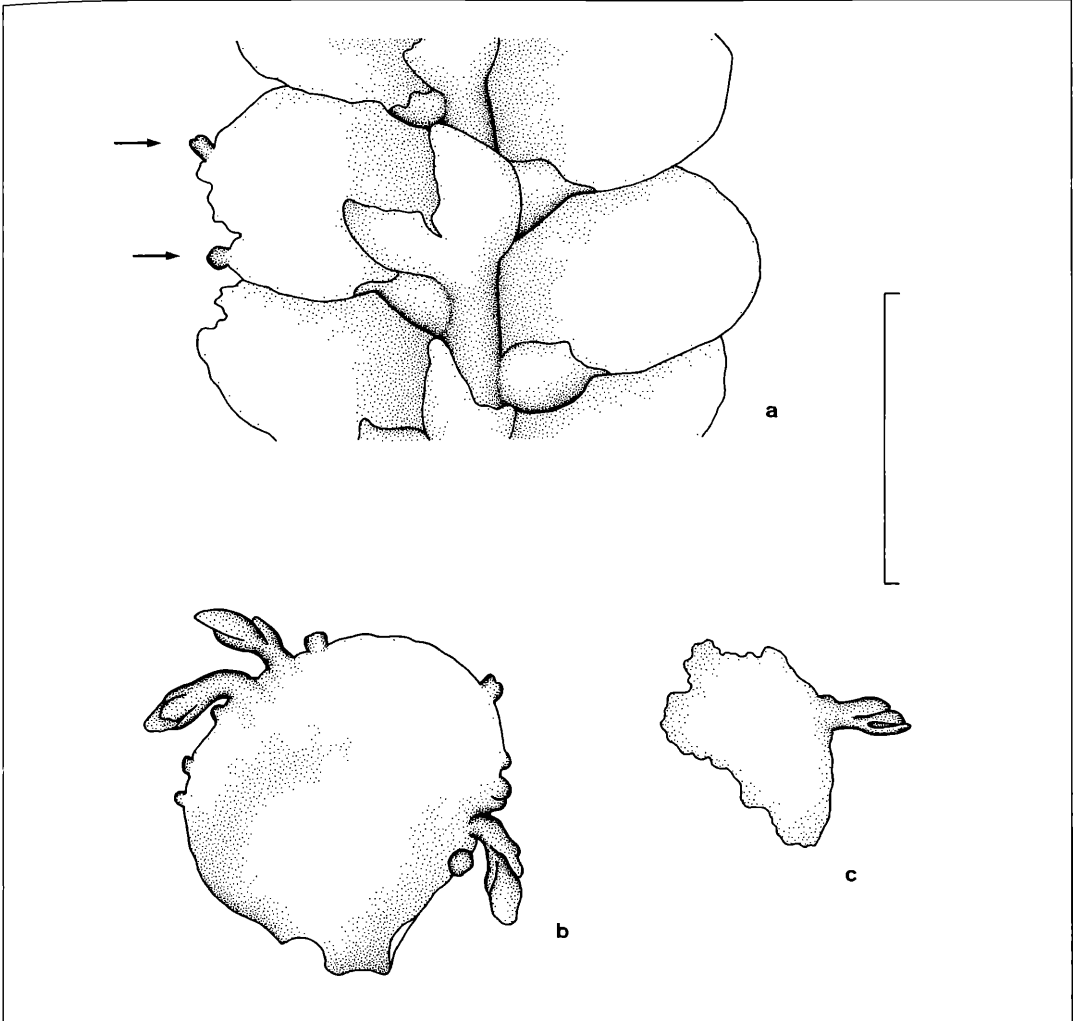


Abbildung 2. *Lejeunea lamacerina* (Deutschland, Baden-Württemberg, Steinig NE Völkersbach, 08.08.2002, M. AHRENS). - a-c: Junge Regenerationssprosse an den Rändern verletzter oder abgetrennter Blätter. a: Ventrale Seite eines Sprossabschnitts mit verletzten Blättern und Unterblättern (Pfeile: Zwei Regenerationssprosse). b: Abgetrenntes Blatt. c: Abgetrenntes Fragment eines Blatts. Länge des Maßstrichs: 0,5 mm.

den Anbau von Nadelhölzern (*Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*) anzunehmen, ebenso durch großflächige Holzentnahmen im Bereich der Waldklingen. Im Dezember 1999 sind in der Fundregion zahlreiche, oft ausgedehnte Sturmwurfflächen durch den Orkan "Lothar" entstanden. In den Bacheinschnitten bei Völkersbach und Spessart, die von *L. lamacerina* besiedelt werden, kommen ebenfalls größere und kleinere Windwurfflächen vor. Diese Sturmchäden führen ebenfalls zu einer Beeinträchtigung der Pflanzen, weil sich das Mikroklima in den betroffenen Abschnitten der Klingen verändert hat (stärkere Belichtung und Austrocknung

der Wuchsorte, geringere Luftfeuchtigkeit). Außerdem kommt es in den Sturmwurfflächen zu einer raschen Ausbreitung großwüchsiger Gefäßpflanzen, wodurch die Bachläufe meist zuwachsen. In den Bächen liegen häufig Holzstämmen und Äste der umgestürzten Bäume. An den beiden Fundstellen bei Völkersbach und Spessart befinden sich die von *L. lamacerina* besiedelten Bachabschnitte allerdings nur teilweise am Rand von Windwurfflächen.

Zur Zeit ist im Untersuchungsgebiet keine Gefährdung der Art erkennbar. In Baden-Württemberg lässt sich das Moos nach dem derzeitigen Kenntnisstand als

“extrem selten” (RL R) einstufen. Auch in der Schweiz gilt *L. lamacerina* nach URMI (1991) als seltene Art (Gefährdungskategorie R).

Danksagung

Prof. Dr. G. PHILIPPI (Karlsruhe) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und für zahlreiche Anregungen. Dank schulde ich außerdem der Erich-Oberdorfer-Stiftung für die finanzielle Förderung der Untersuchungen.

Literatur

- AHRENS, M. (1992): Die Moosvegetation des nördlichen Bodenseegebietes. – Diss. Bot., **190**: 1-681; Berlin, Stuttgart.
- ALEFFI, M. & SCHUMACKER, R. (1995): Check-list and red-list of the liverworts (Marchantiophyta) and hornworts (Anthocerotophyta) of Italy. – Fl. Medit., **5**: 73-161; Palermo.
- BIRKS, H.J.B. (1991): *Lejeunea lamacerina* (Steph.) Schiffn. – In: HILL, M.O., PRESTON, C.D. & SMITH, A.J.E. (eds): Atlas of the Bryophytes of Britain and Ireland, vol. 1, Liverworts (Hepaticae and Anthocerotae). – 351 S.; Martins, Great Horkeley, Colchester, Essex (Harley).
- BOESEN, D.F., LEWINSKY, J. & RASMUSSEN, L. (1975): A checklist of the bryophytes of the Faroes. – Lindbergia, **3**: 69-78; Århus, Utrecht.
- BRILL, R. (1931): Erläuterungen zu Blatt Ettlingen (Nr. 57) der Geologischen Spezialkarte von Baden. – 66 S.; Freiburg i.Br. (Badische Geologische Landesanstalt).
- CAILLET, M., VADAM, J.-C. & BUGNON, F. (1996): Sur quelques associations bryophytiques de la vallée du Cousin (Massif du Morvan). – Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard, **1996**: 91-106; Montbéliard.
- DÜLL-HERMANN, I. (1972): Pflanzensoziologisch-ökologische Untersuchungen an Moos- und Flechtengesellschaften im Naturschutzgebiet "Felsenmeer" am Königstuhl bei Heidelberg. – Veröff. Landesstelle Naturschutz u. Landschaftspflege Bad.-Württ., **40**: 9-50; Ludwigsburg.
- DUNK, K.V.D. (1978): Beobachtungen an epiphyllen Moosen. – Hoppea, **37**: 161-178; Regensburg.
- DURING, H.J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – Lindbergia, **5**: 2-18; Copenhagen.
- DURING, H.J. (1992): Ecological classifications of bryophytes and lichens. – In: BATES, J.W. & FARMER, A.M. (eds): Bryophytes and lichens in a changing environment. – XII + 404 S.; Oxford (Oxford University Press).
- EGGERS, J. (1982): Artenliste der Moose Makaronesiens. – Cryptogamie, Bryol. Lichénol., **3**: 283-335; Paris.
- FRAHM, J.-P. (2001): *Lejeunea lamacerina* und *Frullania microphylla* neu in den Vogesen. – Bryol. Rundbriefe, **49**: 1-2; Bonn.
- FRAHM, J.-P. (2002): La bryoflore des Vosges et des zones limitrophes. 2^{me} éd. – Limprichtia, **19**: 1-132 + Karten; Bonn.
- FREY, W. & HENSEN, I. (1995): Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – Bot. Jahrb. Syst., **117**: 187-209; Stuttgart.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1991): Conspectus Bryophytorum Orientalum et Arabicorum. – Bryophytorum Bibliotheca, **39**: 1-181; Berlin, Stuttgart.
- GEISSLER, P. (1987): Notulae bryofloristicae Helveticae. III. – Candollea, **42**: 159-165; Genève.
- GIMINGHAM, C. H. & BIRSE, E. M. (1957): Ecological studies on growth-form in bryophytes I. Correlations between growth-form and habitat. – J. Ecol., **45**: 533-545; Cambridge.
- GOEBEL, K. (1930): Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil: Bryophyten – Pteridophyten. 3. Aufl. – X S. und S. 643-1378; Jena (G. Fischer).
- GREIG-SMITH, P. (1954): Notes on Lejeuneaceae. II. A quantitative assessment of criteria used in distinguishing some British species of *Lejeunea*. – Trans. Brit. Bryol. Soc., **2**: 458-469; London.
- GRIMME, A. (1903): Ueber die Blüthezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. – Hedwigia, **42**: 1-75; Dresden.
- HASEMANN, W. (1934): Erläuterungen zu Blatt Malsch (Nr. 62) der Geologischen Spezialkarte von Baden. – 69 S.; Freiburg i.Br. (Badische Geologische Landesanstalt).
- HASSEL, K. & SÖDERSTRÖM, L. (1999): Spore germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* (BRID.) BRID. – Lindbergia, **24**: 3-10; Lund.
- HÜBSCHMANN, A.V. (1973): Bryologische Studien auf der Azoreninsel São Miguel. – Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa, 2. Sér., **C**, **17**: 627-702; Lisboa.
- HUTTENLOCHER, F. & DONGUS, H. (1967): Die naturräumlichen Einheiten auf Blatt 170 Stuttgart. – 76 S.; Bonn-Bad Godesberg (Bundesanstalt für Landeskunde und Raumforschung).
- JENDRALSKI, U. (1955): Die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose im Rheinlande. – Decheniana, **108**: 105-163; Bonn.
- KIMMERER, R.W. (1991): Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* II. Differential success of sexual and asexual propagules. – Bryologist, **94**: 284-288; Ann Arbor.
- KREH, W. (1909): Über die Regeneration der Lebermoose. – Nova Acta Leopold., **90** (4): 213-302; Halle.
- KRIEGER, W. (1915): Über die Dauer der Sporogontentwicklung bei den Laubmoosen. – Hedwigia, **57**: 154-199; Dresden.
- LACKNER, L. (1939): Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. – Planta, **29**: 534-616; Berlin.
- LECOINTE, A., ROGEON, M.A., PIERROT, R.B. & HOUMEAU, J.M. (1979): Cortèges et listes des bryophytes observées pendant la sixième session extraordinaire de la Société Botanique du Centre-Ouest en Corrèze. – Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **10**: 187-230; Royan.
- LONGTON, R.E. (1990): Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment. – In: CHOPRA, R.N. & BHATLA, S.C. (eds): Bryophyte development: physiology and biochemistry. – 300 S.; Boca Raton (CRC Press).
- LONGTON, R.E. (1994): Reproductive biology in bryophytes. The challenge and the opportunities. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 159-172; Nichinan.
- LONGTON, R.E. (1997): Reproductive biology and life-history strategies. – Advances in Bryology, **6**: 65-101; Berlin.
- LONGTON, R.E. & MILES, C.J. (1982): Studies on the reproductive biology of mosses. – J. Hattori Bot. Lab., **52**: 219-240; Nichinan.
- METZ, R. (1971): Mineralogisch-landeskundliche Wanderungen im Nordschwarzwald, besonders in dessen alten Bergbaurevieren. – Der Aufschluss, Sonderheft **20**: 1-516; Heidelberg.
- MILES, C.J. & LONGTON, R.E. (1987): Life history of the moss, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. – Symposia Biologica Hungarica, **35**: 193-207; Budapest.
- MILES, C.J. & LONGTON, R.E. (1990): The role of spores in reproduction in mosses. – Bot. J. Linn. Soc., **104**: 149-173; London.
- MOTA DE OLIVEIRA, S. & CAVALCANTI PÔRTO, K. (2001): Reproductive phenology of the moss *Sematophyllum subpinna-*

- tum* in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil. – *J. Bryol.*, **23**: 17-21; Leeds.
- MÜLLER, K. (1906-1916): Die Lebermoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. 2. Aufl. Abt. I-II. – I: VII + 870 S., II: VII + 947 S.; Leipzig (Kummer).
- MÜLLER, K. (1951-1957): Die Lebermoose Europas. 3. Aufl. Abt. 1-2. – XII + 1365 S.; Leipzig (Akad. Verlagsges. Geest & Portig).
- MÜLLER, K. (1954): Neufunde von Lebermoosen in Baden und Bemerkungen über ihre geographische Verbreitung. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. **6**: 112-127; Freiburg i.Br.
- NEBEL, M. (1986): Vegetationskundliche Untersuchungen in Hohenlohe. – Diss. Bot., **97**: I-VI + 1-253; Berlin, Stuttgart.
- OBERDORFER, E. (1954): Kurze Bemerkung zum vegetationskundlichen Kartenblatt des Oberrheingebietes bei Ettlingen-Karlsruhe (Schwarzwaldrand). – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **13**: 109-110 + Karte; Karlsruhe.
- PATON, J.A. (1999): The Liverwort Flora of the British Isles. – 626 S.; Martins, Great Horkesley, Colchester, Essex (Harley).
- PHILIPPI, G. (1956): Einige Moosgesellschaften des Schwarzwaldes und der angrenzenden Rheinebene. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **15**: 91-124; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1965): Die Moosgesellschaften der Wutachschlucht. – Mitt. bad. Landesver. Naturkunde u. Naturschutz, N.F. **8**: 625-668; Freiburg i.Br.
- PHILIPPI, G. (1972): Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **31**: 5-64; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1974): Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergießen bei Kappel-Oberhausen. – In: Das Taubergießengebiet. – Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., **7**: 193-208; Ludwigsburg.
- PHILIPPI, G. (1979): Moosflora und Moosvegetation des Buchswaldes bei Grenzach-Wyhlen. – In: Der Buchswald bei Grenzach (Grenzacher Horn). – Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., **9**: 113-146; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1986): Die Moosvegetation auf Buntsandsteinblöcken im östlichen Odenwald und südlichen Spessart. – *Carolinea*, **44**: 67-86; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1987): Die Wassermoosvegetation im östlichen Odenwald und südlichen Spessart. – *Carolinea*, **45**: 89-98; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1993): Epiphytische Moosvegetation des südlichen Spessarts, des östlichen Odenwaldes und des angrenzenden Baulandes. – *Carolinea*, **51**: 53-74; Karlsruhe.
- PHILIPPI, G. (1994): *Sematophyllum demissum* (Wils.) Mitt. in Südwestdeutschland und angrenzenden Gebieten. – *Herzogia*, **10**: 137-148; Berlin, Stuttgart.
- RATCLIFFE, D.A. (1968): An ecological account of Atlantic bryophytes in the British Isles. – *New Phytol.*, **67**: 365-439; London.
- RICHARDS, P.W. (1938): The bryophyte communities of a Killarney oakwood. – *Ann. bryol.*, **11**: 108-130; Leiden.
- SCHLENKER, G. & MÜLLER, S. (1978): Erläuterungen zur Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg III. Teil (Wuchsgebiet Schwarzwald). – Mitt. Ver. forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung, **26**: 3-52; Stuttgart.
- SCHUHWERK, F. (1986): Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen – ein methodischer Vorschlag zur Synthese. – *Phytocoenologia*, **14**: 79-108; Stuttgart, Braunschweig.
- SCHUMACKER, R. (éd.) (1985): Atlas de distribution des bryophytes de Belgique, du Grand-Duché de Luxembourg et des régions limitrophes. 1. Anthocerotae & Hepaticae (1830-1984). – 42 S. + 172 Karten; Meise (Jardin botanique national de Belgique).
- SCHUMACKER, R., LECOINTE, A., PIERROT, R.B. & VANA, J. (1988): Contributions à la bryoflore du Massif Armoricain: 2. *Lophocola fragrans* (Moris & De Not.) Gott. & al. (Hepaticae), nouveau pour les Côtes-du-Nord (France). Distribution et écologie. – *Botanica Rhedonica*, N.S. **1**: 79-86; Rennes.
- SCHUMACKER, R., LECOINTE, A., TOUFFET, J., DE ZUTTERE, P., LECLERCQ, L. & FABRI, R. (1981): *Hycomium armoricum* (Brid.) Wijk & Marg. en Belgique et dans le nord-ouest de la France (Ardenne, Bretagne, Normandie). Etude chorologique, écologique et phytosociologique. – *Cryptogamie, Bryol. Lichénol.*, **2**: 277-321; Paris.
- SCHUSTER, R.M. (1966): The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 1. – XVII + 802 S.; New York (Columbia University Press).
- SCHUSTER, R.M. (1980): The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 4. – XVI + 1334 S.; New York (Columbia University Press).
- SJÖGREN, E. (1978): Bryophyte vegetation in the Azores Islands. – *Mem. Soc. Broteriana*, **26**: 1-283; Coimbra.
- SMITH, A.J.E. (1990): The liverworts of Britain and Ireland. – IX + 362 S.; Cambridge (Cambridge University Press).
- SÖDERSTRÖM, L. (1994): Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **76**: 97-103; Nichinan.
- SÖDERSTRÖM, L. (ed) (1995): Preliminary distribution maps of bryophytes in Norden. Vol. 1 Hepaticae and Anthocerotae. – 51 S.; Trondheim (Mossornas Vänner).
- SÖDERSTRÖM, L. & JONSSON, B.G. (1989): Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. – *J. Bryol.*, **15**: 793-802; Oxford.
- SOTIAUX, A. & DUVIVIER, J.-P. (1983): *Lejeunea lamacerina* (Steph.) Schiffn., hépatique nouvelle pour la Belgique et le département des Ardennes en France. – *Dumortiera*, **27**: 23-26; Meise.
- STARK, L. R. (2002): Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. – *Bryologist*, **105**: 204-218; Las Vegas.
- URMI, E. (1991): Rote Liste – Die gefährdeten und seltenen Moose der Schweiz. 2. Aufl. – VII + 56 S.; Bern (Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft).
- VADAM, J.-C. (1996): Quelques notes bryologiques Haut-Saônoises. – *Bull. Soc. Hist. Nat. Pays de Montbéliard*, **1996**: 75-84; Montbéliard.
- VAN DER WIJK, R. (1960): De periodiciteit in de ontwikkeling der bladmoosen. – *Buxbaumia*, **14**: 25-39; Amsterdam.
- WILMANN, O. (1962): Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **21**: 87-164; Karlsruhe.
- WILMANN, O. (1966): Die Flechten- und Moosvegetation des Spitzbergs. – In: Der Spitzberg bei Tübingen. – Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Bad.-Württ., **3**: 244-277; Ludwigsburg.
- YARRANTON, G.A. (1962): Bryophyte communities of the exposures of Breidden Hill (North Wales). – *Rev. bryol. lichénol.*, **31**: 168-186; Paris.
- ZIPPEL, E. (1998): Die epiphytische Moosvegetation der Kanarischen Inseln. Soziologie, Struktur und Ökologie. – *Bryophytorum Bibliotheca*, **52**: 1-149; Berlin, Stuttgart.



Tafel 1. a) Fundstelle von *Lejeunea lamacerina* am Steinig NE Völkersbach (November 2003). Aufgrund der extremen Trockenheit führte der Bach 2003 kaum Wasser. – Fotos: H. J. AHRENS & C. AHRENS.



Tafel 1. b) Steinig NE Völkersbach, *Lejeunea lamacerina*-Bestand an einem Buntsandstein-Block am Bach (November 2003).