

MATTHIAS AHRENS

# *Ulota macrospora* (Bryopsida, Orthotrichaceae) im Nordschwarzwald

## Kurzfassung

Das Laubmoos *Ulota macrospora* BAUR & WARNST. wurde an 18 Fundstellen im nordwestlichen Teil des Nordschwarzwalds (Baden-Württemberg, Südwestdeutschland) festgestellt. Die Art ist weltweit nur von wenigen Fundstellen in Europa bekannt und galt in Baden-Württemberg seit 1893 als verschollen. Das Moos wird abgebildet. *U. macrospora* wächst im Gebiet vor allem auf Borke von *Fagus sylvatica* an luftfeuchten Standorten in Buchenwäldern. Die Vergesellschaftung der Art wurde untersucht. Häufige Begleitmoose sind *Ulota crispa*, *U. bruchii*, *Metzgeria temperata*, *Microlejeunea ulicina*, *Radula complanata*, *Orthotrichum affine*, *Frullania dilatata* und *Hypnum cupressiforme*. Außerdem wurde die Phänologie der Sporophyten von *U. macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispa* in Mischbeständen untersucht, wobei sich deutliche Unterschiede ergaben. Dadurch wird die Auffassung gestützt, dass es sich bei *U. macrospora* um eine eigenständige Art handelt.

## Abstract

### *Ulota macrospora* (Bryopsida, Orthotrichaceae) in the Northern Black Forest (Southwest Germany)

The moss *Ulota macrospora* BAUR & WARNST. is reported from 18 localities in the northwestern part of the northern Black Forest (Baden-Württemberg, Southwest Germany). The plant is apparently endemic to Europe where it has been recorded from only a few sites. In Baden-Württemberg the species was last seen in 1893. The moss is illustrated. The plants are most often found on the bark of *Fagus sylvatica* in humid situations in beech forests. The phytosociology of the species was studied. Common associates are *Ulota crispa*, *U. bruchii*, *Metzgeria temperata*, *Microlejeunea ulicina*, *Radula complanata*, *Orthotrichum affine*, *Frullania dilatata* and *Hypnum cupressiforme*. In addition the sporophytic phenology of *U. macrospora*, *U. bruchii* and *U. crispa* was studied in mixed colonies. The three species had mature sporophytes at different dates, which confirms the presently held view that *U. macrospora* is a distinct species.

## Autor

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

## 1. Einleitung

*Ulota macrospora* (Bryopsida, Orthotrichaceae) wurde im Jahr 1893 von W. BAUR beschrieben, nachdem er das Moos im Juli 1891 und 1893 an zwei Fundstellen im westlichen Nordschwarzwald entdeckte und zusammen mit C. WARNSTORF erkannte, dass es sich um eine neue Art handelt (BAUR 1893, 1894; vergleiche WARNSTORF 1904–1906). Die Typuslokalität liegt im Harzwald

bei Achern (Harzwald am Melkereikopf S Seebach, TK 25 7415 NW) und der zweite Fundort im Wald bei Schöllbronn (TK 25 7116 NE). Die Art wurde von BAUR und WARNSTORF zunächst in die Verwandtschaft von *U. rehmannii* JUR. gestellt. In ROTH (1904–1905) wird die von BAUR bei Schöllbronn gesammelte Pflanze abgebildet (als *U. rehmannii*). Später hat C. MEYLAN das Moos an mehreren Fundstellen im Schweizer Jura beobachtet (MEYLAN in AMANN 1933). In der folgenden Zeit wurde *U. macrospora* von PODPERA (1954) als Unterart von *U. rehmannii* betrachtet und bei CORLEY et al. (1981) in die Synonymie dieser Art eingereiht, wobei keine weiteren Nachweise vorlagen.

Neuerdings haben sich PIERROT (1988), BOUDIER & PIERROT (1996) und SAUER (1998) mit der taxonomischen Stellung von *U. macrospora* beschäftigt. Danach handelt es sich um eine eigenständige, mit *U. bruchii* HORNSCH. ex BRID. verwandte Art. BOUDIER & PIERROT (1996) fanden bei der Durchsicht von Herbarmaterial eine bisher unbekannte, von HILLIER im Jahr 1940 im französischen Jura gesammelte Probe und konnten das Moos bei systematischen Geländeuntersuchungen in dieser Region an drei Fundstellen nachweisen. In jüngster Zeit wurde die Art außerdem an einer Fundstelle im Saarland (lg. U. HESELER, CASPARI et al. 2000) und an einem Fundort in Luxemburg (lg. F. HANS, WERNER 2003) beobachtet.

Die eigenen Geländeuntersuchungen im Nordschwarzwald bestätigen die Ansicht, dass *U. macrospora* als eigenständige Art aufzufassen ist, wobei enge Verwandtschaftsbeziehungen zu *U. bruchii* bestehen. SOTIAUX & SOTIAUX (1999) behandeln *U. macrospora* dagegen weiterhin als Synonym von *U. rehmannii*. Nach dem derzeitigen Kenntnisstand ist *U. macrospora* ein europäischer Endemit. Dabei sind weltweit nur wenige Fundstellen bekannt (Schwarzwald, Schweizer Jura, Französischer Jura, Einzelfundorte im Saarland und in Luxemburg). In Baden-Württemberg galt das Moos seit den Funden von W. BAUR vor über 100 Jahren als verschollen (LUDWIG et al. 1996, SAUER 2001).

Die Unterscheidung von den anderen in Europa vorkommenden *Ulota*-Arten wird ausführlich in PIERROT (1988), BOUDIER & PIERROT (1996) und SAUER (1998) behandelt. Kennzeichnend für *U. macrospora* sind vor allem die folgenden morphologischen Merkmale: Sporenkapseln im trockenen Zustand unterhalb der Mündung nicht eingeschnürt, gestreift, trocken und entleert gefurcht; äußeres Peristom auffallend orangerot bis braun gefärbt; inneres Peristom (Zilien)

vorhanden; Kapseldeckel mit einem deutlichen gelblich-roten Rand; Kalyptra stark behaart; Sporen groß, (21–) 25–38 (–40) µm; Blätter trocken nur mäßig gekräuselt. Die Farbfotos in SAUER (1998, 2001) zeigen die charakteristische Färbung des äußeren Peristoms und des Deckels.

## 2. Die Fundstellen

Die Fundregion liegt im nordwestlichen Teil des Nordschwarzwalds (Einzugsbereich der Flüsse Alb, Eyach, Oos und der unteren Murg). Die Höhenlage reicht von etwa 150 m am Westabfall des Schwarzwalds gegen die Rheinebene bis knapp über 1000 m (Badener Höhe: 1003 m). Der geologische Untergrund besteht ganz überwiegend aus den Schichtfolgen des Buntsandsteins. In der Baden-Badener Senke, einer tektonischen Mulde, stehen Sedimente und Vulkanite des Rotliegenden neben Ablagerungen des Oberkarbons an. Im südlichen Teil des Gebiets finden sich Granite, die zum älteren kristallinen Sockel (Grundgebirge) des Schwarzwalds gehören. Das Fundgebiet wird durch hohe Niederschlagsmengen gekennzeichnet, weil die Niederschläge auf der Westseite des Nordschwarzwalds bereits in tieferen Lagen stark ansteigen (mittlere Jahresniederschlagssummen: Völkersbach (400 m): 1017 mm; Gaggenau (180 m): 1035 mm; Baden-Baden (210 m): 1103 mm; Schielberg (417 m): 1155 mm; Freilsheim (498 m): 1167 mm; Langenbrand (220 m): 1242 mm; Dobel (710 m): 1344 mm; Herrenalb-Gaistal (431 m): 1355 mm; diese und die folgenden Klimadaten nach SCHLENKER & MÜLLER 1978, Beobachtungszeitraum 1931–1960). Gleichzeitig sind die tieferen Lagen (insbesondere die Täler) wärmebegünstigt (Baden-Baden (220 m): Jahresmittel der Lufttemperatur 9,6 °C, mittlere Januartemperatur 0,9 °C, mittlere Julitemperatur 18,4 °C; Herrenalb-Gaistal (431 m): Jahresmittel 8,0 °C, Januarmittel –0,4 °C, Julimittel 16,6 °C; Dobel (710

m): Jahresmittel 7,3 °C, Januarmittel –1,3 °C, Julimittel 15,8 °C). Die Fundregion ist ganz überwiegend bewaldet. Dabei wird das Bild der natürlichen Vegetation von Buchenwäldern geprägt. Auf ärmeren Böden finden sich Hainsimsen-Buchenwälder (Luzulo-Fagetum) und an reicheren Standorten Waldmeister-Buchenwälder (Asperulo-Fagetum), wobei die Weißtanne (*Abies alba*) in den höhergelegenen, niederschlagsreichen Gebieten hohe Anteile hat. In den Buntsandsteingebieten des Nordschwarzwalds oberhalb 600–800 m dominieren Nadelwälder, die dem *Vaccinio-Abietetum* zugerechnet werden.

*Ulotia macrospora* wurde im Untersuchungsgebiet an 18 Fundstellen beobachtet, wobei die Vorkommen zwischen 220 und 550 m Meereshöhe liegen (geologischer Untergrund: überwiegend Buntsandstein, daneben Granit und Rotliegendes). Die meisten Fundorte befinden sich im Randgebiet des Schwarzwalds. Das Moos ist in der Region sehr selten. Trotz Suche ließ sich *U. macrospora* an 17 Fundstellen nur an jeweils einem Baum nachweisen. An einem Fundort besiedelt die Art zwei benachbarte Bäume. Alle bisher bekannten Bestände sind klein. Zwölf Vorkommen bestehen nur aus einem Polster mit einer Größe von 1–24 cm<sup>2</sup>, wobei an sieben Fundorten kleine, 1–2 cm<sup>2</sup> große Polster beobachtet wurden. An den übrigen sechs Fundstellen ließen sich 2–5 Polster feststellen, wobei die Ausdehnung dieser Bestände jeweils 2–26 cm<sup>2</sup> beträgt. An allen Fundorten bildet das Moos Sporophyten. Belege sind im Herbar des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe (KR) hinterlegt. Angaben zur Ökologie der Art an den einzelnen Fundstellen finden sich in den Erläuterungen von Tabelle 2 und in Abschnitt 4.

TK 25 7016 SE: Eberbachklinge NW Spessart; 280 m; Buntsandstein; 5 kleine, benachbarte Polster, die insgesamt ca. 2 cm<sup>2</sup> umfassen; 2002. Pfaffenbrunnen am Hinteren Kreuzelberg zwischen Schluttenbach und

Tabelle 1. Entwicklungsstadien (Phänophasen) der Sporophyten bei *Ulotia macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispa* nach STARK (2002)

Phänophase	Reife-Index	Ereignis am Beginn einer Phase
Junger Embryo	1	Zygote vorhanden (Bauchteil der Archegonien etwas vergrößert)
Älterer Embryo	2	Embryo erreicht die Hälfte der vollen Länge
Wachstum der Seta	3	Bildung der Kalyptra (Ende der embryonalen Phase)
Kapseln vor der Meiose	4	Beginn der Erweiterung des distalen Endes des Sporophyten
Miose	5	Kapseln erreichen den vollen Durchmesser und das volle Volumen; Theka noch grün, Deckel jedoch eine bräunliche Färbung annehmend
Kapseln nach der Meiose	6	Theka bräunlich gefärbt; Deckel noch intakt
Ablösung des Deckels	7	Deckel löst sich von der Theka ab; Theka enthält noch mehr als die Hälfte der Sporenmasse
Kapseln leer	8	Theka enthält weniger als die Hälfte der Sporenmasse
Abortiert	A	Spitze der Sporophyten in den Reifestadien 1–4 schrumpfend oder eine hyaline bis bräunliche Färbung annehmend

Spessart; 345 m; Buntsandstein; mehrere, eng zusammenwachsende Polster (Zählung unmöglich), die insgesamt 5–10 cm<sup>2</sup> einnehmen; 2002. Windwiesen S Spessart; 310 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe ca. 1–2 cm<sup>2</sup>; 2002. Bach unterhalb Windwiesen zwischen Raustett und Brandberg SE Spessart; 260 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe 1–2 cm<sup>2</sup>; 2002. – 7115 SE: Jägertanne W Gaggenau; 220 m; Rotliegendes; 2 Polster, die insgesamt 2–3 cm<sup>2</sup> einnehmen; 2003. – 7116 NW: Stechlaub E Rimmelsbacherhof SW Schöllbronn; 370 m; Buntsandstein; 2 kleine Polster, Bestand insgesamt knapp 2 cm<sup>2</sup>; 2002. Neuwiesen zwischen Freiolsheim und Völkersbach; 410 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe ca. 1–2 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7116 NE: Albtal am Brückberg S Fischweier; 220 m; Alluvionen/Buntsandstein; 1 Polster, Größe ca. 24 cm<sup>2</sup>; 2004. Junkerwald SW Marxzell; 430 m; Buntsandstein; 3 Polster, die insgesamt 5–10 cm<sup>2</sup> einnehmen; 2003. – 7116 SW: Salzackerschlag am Mittelberg NE Moosbronn; 510 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe ca. 2 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7116 SE: Holzbachtal NE Neusatz; 450 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe 6 cm<sup>2</sup>; 2004. Dobelbach-Tal S Rotensol; 420 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe 6 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7117 SW: Axtbach S Conweiler; 470 m; Buntsandstein; 1 Polster, ca. 2 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7215 SE: Hölle am Kaltenbrunnbach W Weisenbach; 550 m; Granit; 1 Polster, Größe 3–4 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7216 NW: Rennbach-Tal SW Bad Herrenalb; 440 m; Buntsandstein; 1 Polster, Größe ca. 2 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7216 NE: Kuhnsbach unterhalb Rißwasenhütte SW Bad Herrenalb; 540 m; Granit; 3 Polster mit einer Gesamtgröße von 26 cm<sup>2</sup> an zwei benachbarten Bäumen; 2004. Rotenbach unterhalb Aschenhütte SE Bad Herrenalb; 490 m; Rotliegendes; 1 Polster, Größe 1–2 cm<sup>2</sup>; 2003. – 7216 SW: Reichenbachwiesen S Reichental; 520 m; Granit; 1 Polster, Größe 10 cm<sup>2</sup>; 2004.

### 3. Phäologie der Sporophyten

Bisher gibt es nur wenige taxonomische Arbeiten über Moose, in denen phänologische Merkmale ausgewertet werden (z.B. JONES 1947, ZANDER 1979, STARK 1985). MEYLAN in AMANN (1933) hat im Schweizer Jura beobachtet, dass die Sporenreife bei *Ulotia macrospora* im Juli und damit früher als bei den anderen, verwandten *Ulotia*-Arten erfolgt. Auch BAUR (1893, 1894) fand das Moos im Nordschwarzwald bereits im Juli mit reifen Sporenkapseln. Nach SAUER (1998) besitzt das Unterscheidungsmerkmal des früheren Termins der Sporenreife jedoch keine überregionale Bedeutung, weil *U. bruchii* in Südwestdeutschland ebenfalls bereits im Juli reife Sporenkapseln ausbildet. In der vorliegenden Arbeit soll die Fragestellung behandelt werden, ob sich die Phäologie der Sporophyten von *U. macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispa* im Untersuchungsgebiet in Mischbeständen unterscheidet.

Dazu wurden 14 Fundstellen von *U. macrospora* im Gebiet an einem bestimmten, einmaligen Termin in den Sommermonaten der Jahre 2002 und 2003 (Anfang Juli bis Anfang September 2002, Anfang August bis Ende September 2003) untersucht. In Anlehnung an STARK (2002) wurden acht Phasen der Sporophytenentwicklung (Reifestadien) unterschieden. Allen vorhandenen Sporophyten von *U. macrospora* (maximal 50 Sporophyten pro Fundort aus 1–3 Polstern) wurde ein Reife-Index zugeordnet (Tab. 1). Falls vorhanden wurden außerdem an allen Fundstellen jeweils 50 Sporophyten aus jeweils 1–15 *U. bruchii*- und *U. crispa*-Polstern untersucht, die am gleichen Baumstamm oder an direkt benachbarten Stämmen der gleichen Baumart wuchsen. Dabei wurde ebenfalls allen untersuchten Sporophyten ein Reife-Index zugeordnet. Anschließend wurde für jedes Sammeldatum (und für jeden Fundort) ein mittlerer Reife-Index (arithmetisches Mittel  $\pm$  Standardabweichung) für die Sporophyten von *U. macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispa* berechnet. Bei allen drei Arten wurden ausschließlich Sporophyten der aktuellen Generation erfasst und abortierte Sporophyten wurden nicht berücksichtigt. Die Nummern der Fundorte in der folgenden Zusammenstellung entsprechen den Zahlen, die den Punkten in Abb. 1 zugeordnet wurden. Außerdem wird der Untersuchungstermin und die Anzahl der untersuchten Sporophyten pro Art (n) angegeben.

1: Stechlaub SW Schöllbronn, 04.07.2002: *U. macrospora* n = 9, *U. bruchii* 5, *U. crispa* 50. 08.08.2002: *U. bruchii* 50. – 2: Windwiesen S Spessart, 12.07.2002: *U. macrospora* 27, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 50. – 3: Eberbachklänge NW Spessart, 02.08.2002: *U. macrospora* 4. – 4: Pfaffenbrunnen zwischen Schlutenbach u. Spessart, 05.08.2002: *U. macrospora* 50, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 50. – 5: Bach zwischen Raustett u. Brandberg SE Spessart, 02.09.2002: *U. macrospora* 3. – 6: Junkerwald SW Marxzell, 09.08.2003: *U. macrospora* 27, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 50. – 7: Rotenbach SE Bad Herrenalb, 13.08.2003: *U. macrospora* 8, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 7. – 8: Jägertanne W Gaggenau, 16.08.2003: *U. macrospora* 5, *U. bruchii* 45, *U. crispa* 50. – 9: Axtbach S Conweiler, 21.08.2003: *U. macrospora* 2, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 47. – 10: Dobelbach S Rotensol, 28.08.2003: *U. macrospora* 6, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 31. – 11: Mittelberg NE Moosbronn, 07.09.2003: *U. macrospora* 8, *U. bruchii* 50, *U. crispa* 50. – 12: Rennbach-Tal SW Bad Herrenalb, 13.09.2003: *U. macrospora* 2, *U. bruchii* 14, *U. crispa* 27. – 13: Neuwiesen zwischen Freiolsheim u. Völkersbach, 14.09.2003: *U. macrospora* 1, *U. bruchii* 34, *U. crispa* 50. – 14: Hölle W Weisenbach, 21.09.2003: *U. macrospora* 9, *U. bruchii* 34, *U. crispa* 50.

Abbildung 1 zeigt, dass sich die Phäologie der Sporophyten von *U. macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispa* im Gebiet während der Sommermonate so deut-

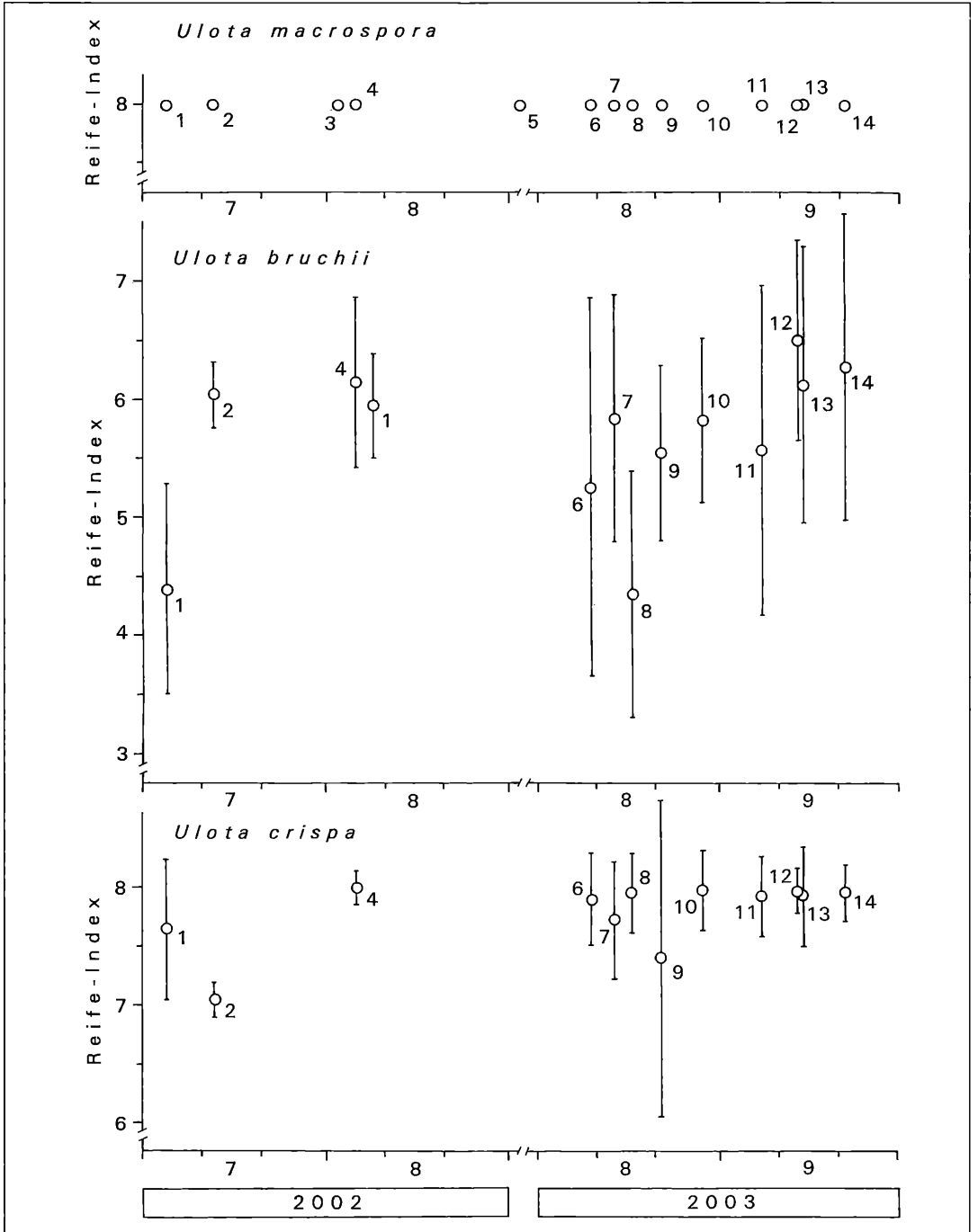


Abbildung 1. Phänologie der Sporophyten in Mischbeständen von *Ulota macrospora*, *U. bruchii* und *U. crispera* in den Zeiträumen Juli-August 2002 und August-September 2003 an verschiedenen Fundstellen im Nordschwarzwald. Mittlerer Reife-Index (Tab. 1) ± Standardabweichung (senkrechte Balken). Die den Punkten zugeordneten Zahlen entsprechen den Nummern der Fundorte im Text (Abschnitt 3., dort wird auch die Anzahl der untersuchten Sporophyten pro Fundstelle angegeben).

lich unterscheidet, dass dieses Merkmal zur Trennung der Arten im Gelände verwendet werden kann. Bei *U. macrospora* wurden im Untersuchungszeitraum ausschließlich Sporophyten im Reifestadium 8 (Tab. 1) beobachtet. In dieser Zeit waren die meisten Sporenkapseln der nah verwandten *U. bruchii* in Mischbeständen noch unreif (Reifestadien 4–6), obwohl öfters einzelne Kapseln im Reifestadium 8 nachgewiesen wurden. *U. crispa* nimmt hinsichtlich der Phänologie der Sporophyten eine Mittelstellung zwischen *U. macrospora* und *U. bruchii* ein. Bei dieser Art sind die Verwandtschaftsbeziehungen zu *U. macrospora* jedoch weniger eng (PIERROT 1988, BOUDIER & PIERROT 1996, SAUER 1998). Die Ergebnisse der phänologischen Untersuchungen stützen die Auffassung, dass es sich bei *U. macrospora* um eine eigenständige Art handelt.

Im Jahr 2002 erfolgte die Sporenreife bei *U. macrospora* im Gebiet offenbar vor Anfang Juli und damit früher als bisher bekannt. Aufschlussreich wären detaillierte Studien zur Phänologie der Gametangien und Sporophyten von *U. macrospora* über einen längeren Zeitraum. Diese Untersuchungen lassen sich aber leider nicht durchführen, weil die bisher bekannten Populationen der Art im Gebiet für eine regelmäßige Entnahme von Proben zu klein sind. In Übereinstimmung mit den eigenen Erhebungen reifen die Sporophyten von *U. crispa* auch in anderen Regionen früher als die Sporenkapseln von *U. bruchii* (Ostpreußen: *U. crispa* Juli–Sept. (–April), *U. bruchii* Sept.–Nov. (–April), LACKNER 1939. Deutschland: *U. crispa* Juni–Juli, *U. bruchii* Juli–August, GRIMME 1903. Großbritannien: *U. crispa* Mai–Aug., *U. bruchii* Winter, JONES 1947. Niederlande: *U. bruchii* Okt.–April, VAN DER WIJK 1960).

#### 4. Ökologie und Vergesellschaftung

*Ulota macrospora* wurde im Untersuchungsgebiet vor allem auf der glatten, neutralen bis schwach sauren Borke am Mittelstamm von *Fagus sylvatica* beobachtet, wobei meistens etwas geneigte Stammportien älterer Bäume besiedelt werden. Die Neigung der Wuchsorte liegt meist zwischen 70 und 80° und der Umfang der Stämme schwankt in einer Höhe von 150 cm über dem Boden zwischen 85 und 220 cm (arithmetisches Mittel ± Standardabweichung: 141 ± 36 cm, untersucht wurden 13 Stämme von *Fagus sylvatica*). Das Moos wächst vor allem an luftfeuchten Standorten im Bereich grundfeuchter oder grundfrischer Buchenwälder, wobei es sich fast stets um Bestände handelt, die einen hohen Anteil alter Bäume aufweisen. Die meisten Vorkommen wurden in Bachtälern oder Bachklingen beobachtet. Manchmal besiedelt *U. macrospora* hier Stämme, die unmittelbar am Bachrand oder in der Nähe des Bachs stocken. Weitere Fundstellen liegen in Quellbereichen und in feuchten Geländeeinschnitten. Dabei wächst die Art teilweise im Bereich NE-N-NW-

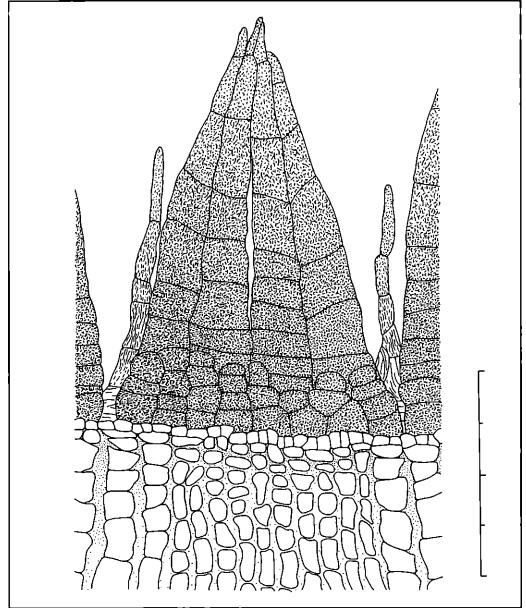


Abbildung 2. *Ulota macrospora* (Deutschland, Baden-Württemberg, Pfaffenbrunnen zwischen Schluttenbach und Spessart, 05.08.2002, M. AHRENS). Kapselmündung mit Peristom (Länge des Maßstrichs: 200 µm) – Alle Zeichnungen: M. AHRENS.

exponierter, steiler Hänge. Ein Vorkommen befindet sich in einem grundfeuchten Buchenwald, der auf einer ± ebenen Hochfläche stockt. Das Moos bevorzugt etwas aufgelichtete oder halbschattige Standorte. Mehrere Vorkommen liegen an Waldrändern oder in lichten Beständen in Waldrandnähe, wobei Wiesenflächen angrenzen. Teilweise werden auch Bäume am Rand von Waldwegen besiedelt.

An zwei Fundorten wächst *U. macrospora* auf Borke an Gehölzen, die an Bächen im Randbereich von Wiesen in luftfeuchten Tälern stocken, wobei Waldflächen angrenzen. Bei Rotensol siedelt die Art am schrägen, halbschattigen Mittelstamm einer älteren Weide (*Salix spec.*; Stammumfang in einer Höhe von 150 cm über dem Boden: 90 cm) und an der Fundstelle bei Reichental wurde das Moos an einem morschen, herabgebrochenen, am Boden liegenden Ast-Stück von *Fraxinus excelsior* beobachtet (Astumfang: 10 cm). Das Vorkommen im Albtal bei Fischweier befindet sich an einem schrägen, kräftigen, weitgehend abgestorbenen Ast einer älteren Weide (*Salix spec.*; Astumfang am Wuchsort: 27 cm) in einem lichten *Alnus glutinosa*-Bestand am Flussufer. Am Kuhnsbach bei Bad Herrenalb besiedelt *U. macrospora* ältere Weiden (*Salix spec.*) an einer grundfeuchten Stelle am Waldrand in einem Bachtal, wobei Wiesen angrenzen. Hier wächst das Moos an der schwach geneigten Stammportie eines Baums (Stammumfang in einer Höhe von 150 cm über

Tabelle 2. Vergesellschaftung von *Ulota macrospora*

Nummer der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Aufnahmefläche (0,01 m <sup>2</sup> )	13	18	6	18	19	24	28	15	36	16	9	10	10	33	13	25	13	15
Neigung (°)	75	70	80	70	80	90	80	80	78	X	70	75	80	85	78	X	X	80
Vegetationsbedeckung Moose (%)	80	40	25	40	25	30	70	20	20	65	70	80	65	35	38	50	5	65
Artenzahl Moose	6	15	7	13	13	15	19	13	14	9	10	13	11	13	5	17	5	9
<i>Ulota macrospora</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2a	2a	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ulota crista</i>	2a	1	2a	+	1	1	1	1	1	1	2a	2b	2a	2a	2a	1	1	
<i>Ulota bruchii</i>	2a	1	2a	1	1	1	1			1	2b	2a	2a	2a	2a	2a	1	1
<i>Metzgeria temperata</i>	3	2b	2a	2a	2a	1	1	1										
<i>Microlejeunea ulicina</i>		2m	2m	2m					2m									
Kenn- u. Trennarten des Verbands Ulotion crispae																		
<i>Radula complanata</i>		1		1	2a	1		1	1			1	2a			+		
<i>Orthotrichum stramineum</i>		1				1		1	1			1		1		1		1
<i>Orthotrichum lyellii</i>		1				1	1				+			1				1
<i>Orthotrichum patens</i>		1			1	1					2b					+		
<i>Platygyrium repens</i>							2a					2b	1			1		1
<i>Zygodon dentatus</i>							1											
Kenn- u. Trennarten des Ver- bands Syntrichion laevipilae																		
<i>Orthotrichum diaphanum</i>						1	1	1	1	1	1	1					1	
<i>Orthotrichum tenellum</i>					1		1					1					1	
<i>Orthotrichum obtusifolium</i>					1			1										
Kenn- u. Trennarten der Ordnung Orthotrichetalia																		
<i>Orthotrichum affine</i>		1		1	1	2a	1	1	1	2a	2a	2a		1	1	2a	1	1
<i>Frullania dilatata</i>		1		2b	1	1			1	1	1	1		+		+		
<i>Orthotrichum speciosum</i>				1								1		1		1		
<i>Orthotrichum striatum</i>							1							1		1		
<i>Orthotrichum pallens</i>					1												+	
<i>Pylaisia polyantha</i>						1							2a					
Sonstige Moose																		
<i>Hypnum cupressiforme</i>	3	2b	2a	2b	2a	2a	4	2a	2b	4	1	4	2b	2b	2b	3	1	3
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	1		+		1	1	r		+	+		1					
<i>Orthodicranum montanum</i>			1	1	1	1		1	1					1		1		1
<i>Metzgeria furcata</i>								1	1	1			2a	1		1		
<i>Lophocolea heterophylla</i>				1			1		1				1					
<i>Dicranoweisia cirrata</i>							1		1					1				2b
<i>Porella platyphylla</i>						2a												
<i>Bryum capillare</i>							1											
<i>Brachythecium salebrosum</i>							+											
<i>Isoetecium myosuroides</i>								2a										
<i>Dicranum scoparium</i>																		
<i>Leskea polycarpa</i>																		
<i>Isoetecium alopecuroides</i>													2b					
Flechten																		
<i>Lepraria incana</i>	1	1	2b	1	1	1	2a	1		1	1		1	1		1	1	

<i>Parmelia glabratula</i>			
<i>Parmelia sulcata</i>		2a	1 2b
<i>Parmelia subaurifera</i>		1	+ 2b
<i>Physcia tenella</i>			1
<i>Parmelia exasperatula</i>	2a		
<i>Evernia prunastri</i>			
<i>Normandina pulchella</i>	1		
<i>Cladonia-Primärthalli</i>	1		
<i>Hypogymnia physodes</i>			2a
<i>Parmelia saxatilis</i>			2a
<i>Hypogymnia tubulosa</i>			+

Die Angabe "X" bedeutet, dass die Neigung in der Aufnahmeffläche stark wechselt.

1: (7016 SE) Eberbachklinge NW Spessart; 280 m; Buntsandstein; SE-exp. Mittelstamm einer alten Rotbuche (*Fagus sylvatica*) am Bachrand im Buchenwald in einer Klinge. 2: (7216 NW) Rennbach-Tal SW Bad Herrenalb; 440 m; Buntsandstein; NW-W-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Mischwald am NE-exp. Steilhang am Rand einer kleinen Wiese in einem Bachtal. 3: (7116 NW) Stechlaub E Rimmelsbacherhof SW Schöllbronn; 370 m; Buntsandstein; NW-exp. Mittelstamm einer alten Rotbuche im etwas grundfeuchten Buchenwald in einem flachen Geländeeinschnitt am Hang. 4: (7116 SE) Dobelbach-Tal S Rotensol; 420 m; Buntsandstein; S-SE-E-exp. Mittelstamm einer älteren Weide (*Salix spec.*) unmittelbar am Bach am Rand einer Wiese am Waldrand in einem Tal. 5: (7116 NW) Neuwiesen zwischen Freiolsheim und Völkersbach; 410 m; Buntsandstein; SE-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Buchenwald in der Nähe des Waldrands (angrenzend Wiese). 6: (7216 NE) Rotenbach unterhalb Aschenhütte SE Bad Herrenalb; 490 m; Rotliegendes; SE-E-NE-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Buchenwald in einem tief eingeschnittenen Bachtal. 7: (7116 SW) Salzackerschlag am Mittelberg NE Moosbronn; 510 m; Buntsandstein; NE-E-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Mischwald am SW-exp. Hang. 8: (7117 SW) Axtbach S Conweiler; 470 m; Buntsandstein; SW-W-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im etwas grundfeuchten Buchenwald am Rand einer kleinen Wiese in einem Bachtal. 9: (7115 SE) Jägeranne W Gaggenau; 220 m; Rotliegendes; NE-N-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im grundfrischen Buchenwald im Bereich eines Bachtals in Quellnähe. 10: (7116 NE) Albtal am Brückberg S Fischweier; 220 m; Alluvionen/Buntsandstein; weitgehend abgestorbener, kräftiger, schräger Ast einer älteren Weide (*Salix spec.*) in einem lichten *Alnus glutinosa*-Bestand am Flussufer. 11: (7016 SE) Pfaffenbrunnen am Hinteren Kreuzelberg zwischen Schluttenbach und Spessart; 345 m; Buntsandstein; NW-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Buchenwald in einem flach eingeschnittenen Tälchen. 12: (7016 SE) Windwiesen S Spessart; 310 m; Buntsandstein; SE-S-exp. Mittelstamm einer alten Rotbuche am Rand eines Buchenwalds (angrenzend Wiesen) am NE-exp. Hang in einem Bachtälchen. 13: (7016 SE) Bach unterhalb Windwiesen zwischen Raustett und Brandberg SE Spessart; 260 m; Buntsandstein; NW-exp. Mittelstamm einer Rotbuche im Buchenwald in der Nähe des Bachs in einer Klinge. 14: (7216 NE) Kuhnsbach unterhalb Ribwasenhütte SW Bad Herrenalb; 540 m; Granit; NE-exp. Mittelstamm einer älteren Weide (*Salix spec.*) am Rand einer Wiese am Waldrand in einem Bachtal. 15: (7116 NE) Junkerwald SW Marxzell; 430 m; Buntsandstein; NW-W-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im etwas grundfeuchten Buchenwald auf der ± ebenen Hochfläche. 16: (7216 NE) Kuhnsbach unterhalb Ribwasenhütte SW Bad Herrenalb; 540 m; Granit; waagrechter, flach über den Boden streichender Stamm einer älteren Weide (*Salix spec.*) am Rand einer Wiese am Waldrand in einem Bachtal. 17: (7116 SE) Holzbachtal NE Neusatz; 450 m; Buntsandstein; waagrechter, morscher Ast einer älteren Erle (*Alnus glutinosa*) unmittelbar am Bach in einer Wiese in der Nähe des Waldrands in einem Bachtal. 18: (7215 SE) Hölle am Kaltenbrunnbach W Weisenbach; 550 m; Granit; NE-E-exp. Mittelstamm einer älteren Rotbuche im Buchenwald am E-SE-exp. Steilhang in einem Bachtal.

dem Boden: 105 cm) und an einem waagrechten, flach über den Boden streichenden Stamm (Umfang an den Wuchsorten: 43 und 70 cm). An der Fundstelle im Holzbachtal bei Neusatz wurde die Art an einem morschen, waagrechten Ast einer älteren, freistehenden Erle (*Alnus glutinosa*) beobachtet, die unmittelbar am Bach in einer Wiese im luftfeuchten Tal stockt (Astumfang: 12 cm). In der Nähe liegen Waldflächen.

Tabelle 2 zeigt die Vergesellschaftung von *U. macrospora* im Untersuchungsgebiet. Häufige Begleitmoose sind *Ulota crispa*, *U. bruchii*, *Orthotrichum affine*, *O. stramineum*, *O. lyellii*, *O. diaphanum*, *Radula complanata*, *Frullania dilatata*, *Metzgeria temperata*, *Microlejeunea ulicina*, *Hypnum cupressiforme*, *Orthodicranum montanum* und *Brachythecium rutabulum*. Die Vegetationsaufnahmen lassen sich dem Ulotetum *crispae* anschließen, eine in Mitteleuropa weit verbreitete epiphytische Moosgesellschaft, die durch *Ulota*

*crispa* und *U. bruchii* gekennzeichnet wird. *U. macrospora* kann ebenfalls als kennzeichnende Art dieser Gesellschaft gelten. Dabei handelt es sich meistens um artenreiche, lückige Bestände. Die einzelnen Arten erreichen selten hohe Deckungswerte, nur *Hypnum cupressiforme* kann manchmal größere Flächenanteile einnehmen. *Metzgeria temperata* und *Microlejeunea ulicina* sind Trennarten einer subatlantischen Rasse des Ulotetum *crispae*, sie zeigen in Regionen am östlichen Rand ihres Verbreitungsareals eine engere standörtliche Amplitude als im Westschwarzwald und in anderen atlantisch getönten Gebieten Westeuropas (LECOINTE 1979, LECOINTE & PIERROT 1981, AHRENS 1992, PHILIPPI 1993). Vereinzelt wurde *Orthotrichum tenellum* in den Aufnahmefflächen beobachtet, eine wärmeliebende Art, die in Baden-Württemberg vor allem im Oberrheingebiet, im westlichen Schwarzwald, im Kraichgau und im Odenwald nachgewiesen wurde.

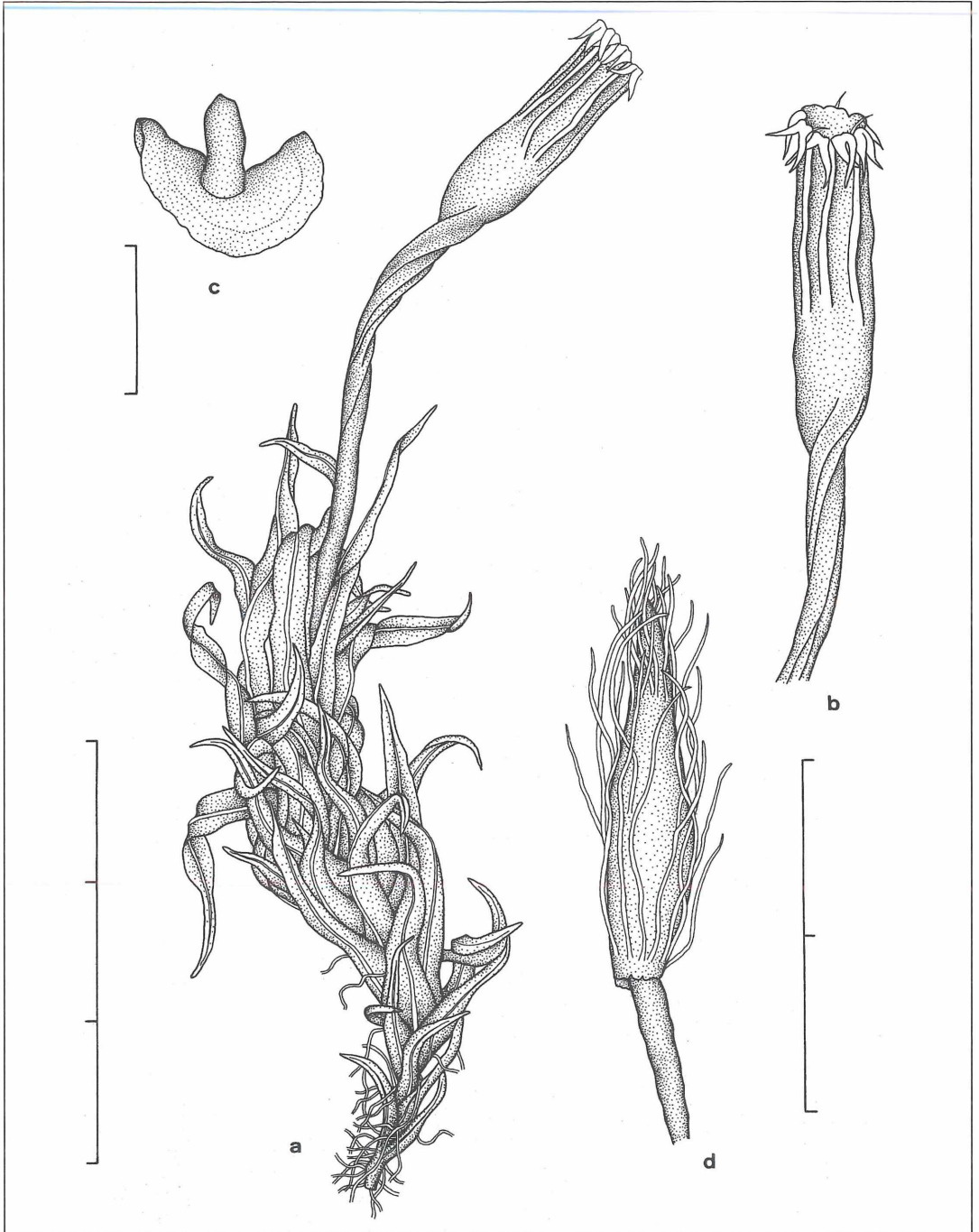


Abbildung 3. *Ulota macrospora* (Deutschland, Baden-Württemberg, Pfaffenbrunnen zwischen Schluttenbach und Spessart, 05.08.2002, M. AHRENS). – a) Habitus der Pflanze im trockenen Zustand (Länge des Maßstrichs: 3 mm). b) Trockene, leere Sporenkapsel (Länge des Maßstrichs: 2 mm). c) Abgelöster, trockener Kapseldeckel (Länge des Maßstrichs: 0,3 mm). d) Junger Sporophyt mit Kalyptra (Länge des Maßstrichs: 2 mm).



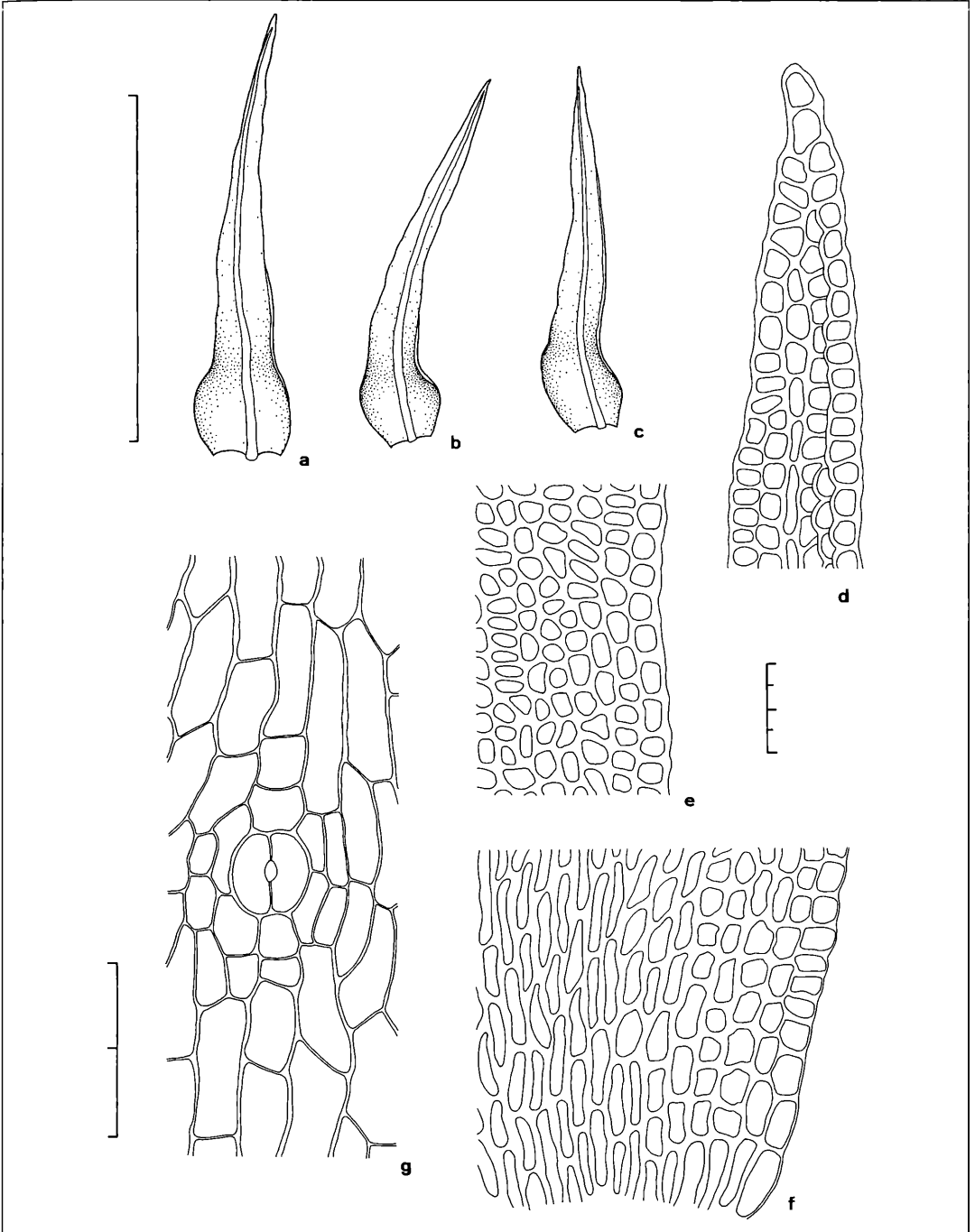


Abbildung 4. *Ulota macrospora* (Deutschland, Baden-Württemberg, Pfaffenbrunnen zwischen Schluttenbach und Spessart, 05.08.2002, M. AHRENS). – a)–c) Blätter im mittleren Teil der Sprosse (Länge des Maßstrichs: 2 mm). d) Zellnetz an der Blattspitze. e) Zellen in der Blattmitte. f) Zellnetz am Blattgrund (Länge des Maßstrichs: 40 µm). g) Zellen der äußeren Schicht der Kapselwand mit Stoma (Länge des Maßstrichs: 100 µm).

Bemerkenswert ist auch das Vorkommen des dealpin verbreiteten Mooses *Zygodon dentatus* (Aufnahme 7). Auffallend ist die Häufigkeit von *Orthotrichum diaphanum* und *Brachythecium rutabulum*. Diese Arten werden durch eutrophierende Luftverunreinigungen, die in Mitteleuropa in neuerer Zeit zugenommen haben, gefördert. Außerdem hat sich *Brachythecium rutabulum* im Nordschwarzwald als Folge der im großen Umfang durchgeführten Waldkalkungen in jüngerer Zeit stark ausgebreitet (AHRENS 1995). *Orthotrichum diaphanum* wurde sicher auch durch die Auflichtung der Wälder aufgrund der Sturmschäden im Dezember 1999 begünstigt (Orkan "Lothar").

*U. macrospora*, *U. crispa* und *U. bruchii* sind konkurrenzschwache Pionierarten, die vor allem von *Hypnum cupressiforme* leicht überwachsen werden können. Am unteren Mittelstamm und am Grund der von *U. macrospora* besiedelten Bäume finden sich oft *Hypnum cupressiforme*-Bestände, die teilweise auch den oberen Bereich der Mittelstämme bedecken. Seltener grenzen am Stammgrund *Isoetecium alopecuroides*-Bestände an. An den beiden von BAUR (1893, 1894) entdeckten Fundstellen im Nordschwarzwald wuchs *U. macrospora* zusammen mit *U. crispa* am Stamm von Fichten (*Picea abies*) in Wäldern. MEYLAN in AMANN (1933) fand die Art im Schweizer Jura an Stämmen und Ästen junger Weißtannen (*Abies alba*) und Buchen (*Fagus sylvatica*) an frischen, halbschattigen Standorten. Im französischen Jura wächst das Moos an halbschattigen Stellen im Bereich von Waldrändern und an frei stehenden Bäumen am Bachrand in einem kleinen Tal, wobei die Stämme von *Fagus sylvatica* oder *Acer pseudoplatanus* und die Äste von *Corylus avellana* besiedelt werden. Hier ist *U. macrospora* mit *U. bruchii*, *U. crispa*, *Orthotrichum affine*, *Frullania fragilifolia*, *Metzgeria temperata*, *M. fruticulosa*, *Microlejeunea ulicina* und *Hypnum cupressiforme* vergesellschaftet (BOUDIER & PIERROT 1996). Im Saarland wurde das Moos auf dem Ast einer Wildkirsche (*Prunus avium*) beobachtet (CASPARI et al. 2000) und an der Fundstelle in Luxemburg siedelt die Art an *Salix* spec. in einem Weidengebüsch an einer feuchten Stelle im Wald (WERNER 2003). Publierte Vegetationsaufnahmen aus anderen Gebieten liegen nicht vor.

## 5. Gefährdung

*U. macrospora* gehört im Untersuchungsgebiet zu den sehr seltenen Moosarten, wobei an allen derzeit bekannten Fundstellen außerordentlich kleine Populationen vorkommen. Die gegenüber Luftschadstoffen empfindliche Art ist in den letzten Jahrzehnten wahrscheinlich zurückgegangen. In der Vergangenheit wurde *U. macrospora* mehrfach an Nadelbäumen (*Picea abies*, *Abies alba*) beobachtet. An diesen Standorten ließ sich das Moos heute im Untersuchungsgebiet trotz Suche nicht mehr nachweisen. Diese Veränderungen beruhen vermutlich auf sauren Niederschlägen als

Folge von Luftverschmutzungen. In neuerer Zeit haben abnehmende SO<sub>2</sub>-Immissionen und geringere Säureeinträge vielleicht zu einer gewissen Erholung der Art geführt. Es erscheint sinnvoll, die weitere Entwicklung der Bestände zu beobachten.

Die Intensivierung und Umstellung der Forstwirtschaft hat vermutlich ebenfalls zum Rückgang des Mooses beigetragen, insbesondere durch die Umwandlung lichter Mittelwälder in schattige Hochwälder und durch großflächige Holzentnahmen. Weitere Beeinträchtigungen sind durch den Orkan "Lothar" anzunehmen, der im Dezember 1999 in den Wäldern des Nordschwarzwalds große Schäden verursachte, wodurch großflächige Sturmwurfflächen entstanden.

Bisher wurde *U. macrospora* in Baden-Württemberg und in Deutschland in die Gefährdungskategorie RL 0 (ausgestorben oder verschollen) eingeordnet (LUDWIG et al. 1996, SAUER 2001). Nach dem derzeitigen Kenntnisstand erscheint eine Einstufung als "stark gefährdet" (RL 2) sinnvoll. Die Erhaltung der Vorkommen im Schwarzwald hat einen besonders hohen Stellenwert, da die Art weltweit nur von wenigen Fundstellen in Europa bekannt ist. In der Schweiz gilt *U. macrospora* nach URMI (1991) als seltene Art (Gefährdungskategorie R), in Luxemburg als "critically endangered" (Gefährdungskategorie CR, WERNER 2003). Vermutlich lassen sich bei einer Nachsuche im Schwarzwald weitere Vorkommen auffinden.

## Danksagung

Prof. Dr. G. PHILIPPI (Karlsruhe) danke ich für die Durchsicht des Manuskripts und für zahlreiche Anregungen. Mein Dank gilt 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.
- AHRENS, M. (1995): Einfluß der Waldkalkung auf die Moosflora und die Moosvegetation des Nordschwarzwalds. – Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ., **70**: 455-496; Karlsruhe.
- AMANN, J. (1933): Flore des mousses de la Suisse. Vol. III. Revision et additions. – Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, **7** (2): 1-186; Zürich.
- BAUR, W. (1893): *Ulotia macrospora* Baur & Warnst. nov. spec. – Hedwigia, **32**: 259-260; Dresden.
- BAUR, W. (1894): Die Laubmoose des Grossherzogthum's Baden. – Mitt. bad. bot. Ver., **118/119**: 163-178, **121/122**: 187-202, **123-126**: 207-238, **127/128**: 239-255; Freiburg i.Br.
- BOUDIER, P. & PIERROT, R.B. (1996): Au sujet d'*Ulotia macrospora* Baur & Warnst. (Musci, Orthotrichacées) en France. – Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **27**: 517-522; Royan.
- CASPARI, S., MUES, R., SAUER, E., HANS, F., HESELER, U., HOLZ, I., LAUER, H., SCHNEIDER, C., SCHNEIDER, T. & WOLFF, P. (2000): Liste der Moose des Saarlandes und angrenzender Gebiete mit Bemerkungen zu kritischen Taxa, 2. Fas-

- sung. – Abh. Delatinnia, **26**: 189-266; Saarbrücken.
- CORLEY, M.F.V., CRUNDWELL, A.C., DÜLL, R., HILL, M.O. & SMITH, A.J.E. (1981): Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. – J. Bryol., **11**: 609-689; Oxford.
- GRIMME, A. (1903): Ueber die Blüthezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. – Hedwigia, **42**: 1-75; Dresden.
- JONES, E.W. (1947): The time of fruiting of *Ulota Bruchii* Hornsch. and *U. crispata* Brid. – Trans. Brit. Bryol. Soc., **1**: 20-21; Oxford.
- LACKNER, L. (1939): Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. – Planta, **29**: 534-616; Berlin.
- LECOINTE, A. (1979): Le *Microlejeuneo-Ulotetum bruchii* et l'*Isothecio myosuroidis-Neckeretum pumilae*, nouvelles bryo-associations épiphytiques, dans le Massif Armoricain (France). – Doc. phytosoc., N.S. **4**: 597-613; Lille.
- LECOINTE, A. & PIERROT, R.B. (1981): *Metzgeria temperata* Kuwah. en France. Comparaison avec les autres *Metzgeria* propagulifères indigènes. – Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, N.S. **12**: 57-64; Royan.
- LUDWIG, G., DÜLL, R., PHILIPPI, G., AHRENS, M., CASPARI, S., KOPERSKI, M., LÜTT, S., SCHULZ, F. & SCHWAB, G. (1996): Rote Liste der Moose (Anthoceroophyta et Bryophyta) Deutschlands. – Schr.-R. f. Vegetationskde, **28**: 189-306; Bonn-Bad Godesberg.
- PHILIPPI, G. (1993): Epiphytische Moosvegetation des südlichen Spessarts, des östlichen Odenwaldes und des angrenzenden Baulandes. – Carolea, **51**: 53-74; Karlsruhe.
- PIERROT, R.B. (1988): Les *Ulota* européens. – In: PIERROT, R.B. et al.: L'année bryologique 1987. – Bull. Soc. Bot. Centre-Ouest, **19**: 239-244; Royan.
- PODPERA, J. (1954): Conspectus Muscorum Europaeorum. – 697 S.; Praha (Ceskoslov. Akademie Ved).
- ROTH, G. (1904–1905): Die europäischen Laubmoose. Bd. I-II. – I: XIII + 598 S. und II: XVI + 733 S.; Leipzig (W. Engelmann).
- SAUER, M. (1998): *Ulota macrospora*, eine verkannte Art? Ein Beitrag zur Taxonomie der Gattung *Ulota* (Orthotrichaceae) in Mitteleuropa. – Herzogia, **13**: 37-51; Berlin.
- SAUER, M. (2001): *Ulota*. – In: NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Moose Baden-Württembergs. Bd. 2: Spezieller Teil (Bryophytina II, Schistostegales bis Hypnobryales). – 529 S.; Stuttgart (Ulmer).
- 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.
- SOTIAUX, A. & SOTIAUX, O. (1999): *Ulota rehmannii* (Orthotrichaceae, Musci) nouveau pour la bryoflore belge dans le massif ardennais. – Belg. Journ. Bot., **132**: 153-157.
- STARK, L.R. (1985): Phenology and species concepts: a case study. – Bryologist, **88**: 190-198; Ann Arbor.
- 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).
- VAN DER WIJK, R. (1960): De periodiciteit in de ontwikkeling der bladmoosen. – Buxbaumia, **14**: 25-39; Amsterdam.
- WARNSTORF, C. (1904–1906): Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Zweiter Band. Laubmoose. – XII + 1160 S.; Leipzig (Borntraeger).
- WERNER, J. (2003): Liste rouge des bryophytes du Luxembourg. – Ferrantia, **35**: 1-71; Luxembourg.
- ZANDER, R.H. (1979): Patterns of sporophyte maturation dates in the Pottiaceae (Bryopsida). – Bryologist, **82**: 538-558; Ann Arbor.