

Zur Entwicklung von Moosen in einigen Dauerflächen im Kraichgau (Südwestdeutschland)

MATTHIAS AHRENS

Kurzfassung

In einem Trockenrasen im Kraichgau nordöstlich Karlsruhe (Südwestdeutschland) wurde die Entwicklung der Moose in drei neu entstandenen Lössflächen über einen Zeitraum von sechs Jahren verfolgt. Die Offenflächen können bereits nach wenigen Monaten von verschiedenen Pioniermoosen („shuttle“-Arten und „colonists“) besiedelt werden. Allgemein war die Dynamik der „shuttle“-Arten am höchsten. Spätestens nach dem dritten Winterhalbjahr ließ sich ein deutlicher Rückgang fast aller „shuttle“-Arten und „colonists“ feststellen, obwohl nach dieser Zeit nur ein geringer Teil der Lössoberfläche von Moosen besiedelt war und der Konkurrenzdruck der Blütenpflanzen durch Pflegemaßnahmen ausgeschaltet wurde. Nach größeren Umlagerungen der Substratoberfläche durch Erosion, durch Grabungen von Kleinsäuern und durch Wildwechsel können diese Flächen erneut besiedelt werden. „Perennial stayers“ kamen in den Dauerflächen stets selten vor. Außerdem wurde die Entwicklung der kurzlebigen „annual shuttle“-Art *Acaulon triquetrum* in drei weiteren Dauerflächen über einen Zeitraum von fünf Jahren beobachtet.

Sporophyten wurden ausschließlich bei den kurzlebigen „shuttle“-Arten festgestellt. Dabei ist der Aufwand für die sexuelle Reproduktion bei der „annual shuttle“-Art *Acaulon triquetrum*, wo fast alle Pflanzen Sporenkapseln bilden, höher als bei den „short-lived shuttle“-Arten. Alle Arten mit Ausnahme von *Weissia longifolia* entwickelten bereits im ersten Winterhalbjahr nach der Entstehung der Flächen reife Sporophyten.

Acaulon triquetrum ist die einzige Art mit sexueller Reproduktion, bei der Innovationssprosse fehlen. *Phascum cuspidatum*, *P. curvicolle*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum*, *Pottia lanceolata* und *Weissia longifolia* bilden Innovationssprosse und können daher nicht zu den annuellen Moosen gerechnet werden.

Abstract

Population dynamics of bryophytes in various permanent grids in Southwest Germany

In a calcareous grassland in the Kraichgau district (Southwest Germany), the colonization of bare surfaces of loess by bryophytes was followed in three different permanent plots during six years. Recolonization of the bared plots was very rapid and after a few months, several pioneer mosses (shuttle species and colonists) were present. Generally, species dynamics are higher for shuttle species than for colonists. After the third winter at the latest, most of the shuttle species and colonists declined, although vascular plants

were removed every month and only a small part of the plot surface was occupied by bryophytes at that time. Frequently, the substrate surface was subject to disturbance caused by erosion or animals (burrowing small mammals, deer paths), and the disturbed sectors of the plots were colonized again. During the observation period perennial stayers were very rare.

In addition the population dynamics of the short-lived annual shuttle species *Acaulon triquetrum* was studied in three different permanent grids during five years. The plants colonize bare surfaces of loess created by burrowing small mammals. These habitats are small and rapidly overgrown by vascular plants but they reappear within short periods.

During the observation period only the shuttle species produced sporophytes. Sporophyte frequency varies widely between species. Thus the reproductive effort spent on sporophytes was substantially lower in the short-lived shuttle species than in the annual shuttle species *Acaulon triquetrum*, where nearly 100 % of the plants developed sporophytes. Except for *Weissia longifolia*, all species with sexual reproduction bore ripe sporophytes in the first winter after the formation of the habitats.

In *Phascum cuspidatum*, *P. curvicolle*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum*, *Pottia lanceolata* and *Weissia longifolia*, young green shoots may grow as innovations from the older gametophytes. Thus the gametophytes are not annual. Conversely, no innovations were recorded in *Acaulon triquetrum*.

Autor

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

1. Einleitung und Fragestellung

Dauerbeobachtungen an unterschiedlichen Standorten belegen, dass die Bestände von Moosen häufig raschen Veränderungen unterliegen (KIMMEL 1962, MILES & LONGTON 1987, v.D.DUNK 1994, DURING & LLORET 1996) und dass Moose neu entstandene Substrate schnell besiedeln können (JOENJE & DURING 1977, LLORET 1991, v.D.DUNK 1994). Bei der Wiederbesiedlung offener Erdflächen nach Vegetationsstörungen (Sekundärsukzession) spielen vor allem Moosarten eine wichtige Rolle (LONGTON 1992, VAN TOOREN & DURING 1988). Im Bereich von Trockenrasen

finden sich oft kleinflächige, fleckenförmig verteilte, offenerdige Stellen, die von akrokarpem, kleinwüchsigen und kurzlebigen Pioniermoosen besiedelt werden (DURING 1990). Diese offenen Erdflächen werden häufig rasch von Blütenpflanzen überwachsen, entstehen aber ständig neu, insbesondere durch die Grabungsaktivitäten oder den Tritt von Tieren und durch Erosion. Über den Ablauf der Besiedlung dieser Offenflächen ist bisher wenig bekannt.

Nach dem Klassifizierungsvorschlag von DURING (1979, 1992) lassen sich bei Moosen mehrere Lebensstrategien unterscheiden. Sie werden als wiederkehrende, an bestimmte Umweltbedingungen angepasste Merkmalskombinationen oder als ein Komplex gemeinsam erworbener Anpassungsmerkmale, der durch parallele Merkmalsdifferenzierung und -evolution entstand („system of co-evolved adaptive traits“) betrachtet. Nach DURING (1979) sind für die Charakterisierung der einzelnen Lebensstrategien vor allem die folgenden Merkmale oder Eigenschaften von Bedeutung: Lebensdauer des Gametophyten, relative Bedeutung der sexuellen und asexuellen Fortpflanzung und Aufwand für die Reproduktion, Sporengröße und Anzahl der Sporen, Alter der Pflanze bei der ersten Reproduktion, Reaktion der Pflanze auf Stressperioden. Wichtig ist außerdem die Frage, wie lange die Standorte besiedelt werden können und ob neue Wuchsorte immer wieder an der gleichen Stelle (bzw. in der unmittelbaren Nachbarschaft) entstehen oder ob sich die Entstehung neuer Standorte weder räumlich noch zeitlich voraussagen lässt.

Die auf einer statistischen Analyse beruhende Einteilung der Arten in „life history groups“ von HEDDERSON & LONGTON (1995) zeigt viele Ähnlichkeiten mit der Klassifizierung der Lebensstrategien in DURING (1979, 1992). Dieses Lebensstrategien-System bietet ein Grundgerüst für Untersuchungen zur Beziehung zwischen Reproduktionsbiologie und Umwelt, auch wenn bei den meisten Moosarten derzeit kaum gesicherte Daten über wichtige Merkmale (z.B. Lebensdauer des Gametophyten, Fortpflanzungsaufwand, Alter bei der ersten Reproduktion) vorliegen. Daueruntersuchungen an unterschiedlichen Standorten in den Niederlanden und in Spanien ergaben, dass sich die Dynamik von Vertretern der verschiedenen Lebensstrategie-Kategorien unterscheidet, wobei „colonists“ und vor allem die kurzlebigen „annual shuttle“-Arten eine höhere Dynamik als die ausdauernden „perennial stayers“ zeigten (DURING & LLORET 1996).

Die kurzlebigen Pioniermoose offener Erdflächen (insbesondere Arten der Gattungen *Acaulon*, *Ephemerum*, *Phascum*, *Pottia*, *Pterygoneurum*, *Crossidium* und *Buxbaumia*) gelten oft als annuell (einjährig). Bei mehreren Vertretern wurden jedoch Innovationssprosse (MEUSEL 1935, ROADS & LONGTON 2003, STARK & DELGADILLO 2003), im Substrat überdauernde Rhizoide (SCHIMPER 1850, MEUSEL 1935, AHRENS 2003) und ausdauernde Protonemata (HANCOCK & BRASSARD 1974, DUCKETT et al. 1993) beobachtet. Damit wären die Gametophyten nach der Definition in DURING (1979) paucienn, plurienn oder sogar ausdauernd.

In der vorliegenden Arbeit sollen die folgenden Fragestellungen behandelt werden: 1) Wie verläuft die Besiedlung neu entstandener Lössflächen an trocken-warmen Standorten im Untersuchungsgebiet? Welche Entwicklung zeigen die Arten der verschiedenen Lebensstrategie-Kategorien? Wie wirken sich Substratumlagerungen auf den Besiedlungsverlauf aus? Wie entwickeln sich die Bestände der kurzlebigen Art *Acaulon triquetrum* auf Tierbauten? 2) Welche Arten bilden in den Flächen Sporophyten und wann treten sie erstmals auf? Wie häufig kommen die Sporophyten vor? 3) Entwickeln diese Arten mit sexueller Reproduktion Innovationssprosse? Kommen in den Flächen annuelle Moose vor?

2. Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt nordöstlich der Ortschaft Zeutern am Westrand des Kraichgaus in Baden-Württemberg (Südwestdeutschland), etwa 29 km nordöstlich Karlsruhe (Blatt 6818 der Topographischen Karte 1: 25000, Quadrant NW). Die Entfernung zum Rand der benachbarten Oberrheinebene beträgt knapp 5 km. Der geologische Untergrund besteht aus kalkreichem Löss und die Höhenlage reicht von 150 bis 170 m. Die Jahresmittel der Lufttemperatur liegen am Westrand des Kraichgaus etwas über 10 °C. Die mittlere Januartemperatur schwankt zwischen 0 und 1 °C, das Julimittel liegt knapp über 19 °C (SCHLENKER & MÜLLER 1973, Beobachtungszeitraum 1931–1960). Das Gebiet hat im Mittel rund 80 Frosttage (Tiefstwert der Temperatur unter 0 °C) pro Jahr (Deutscher Wetterdienst 1953). Die rund 4 km vom Untersuchungsgebiet entfernt liegende Ortschaft Östringen (170 m) weist eine mittlere Jahresniederschlagssumme von 768 mm

auf (SCHLENKER & MÜLLER 1973, Beobachtungszeitraum 1931–1960). Dabei fällt durchschnittlich an 20–30 Tagen im Jahr Schnee (Deutscher Wetterdienst 1953).

Die Untersuchungsflächen liegen an trockenwarmen, steil süd- und südwestexponierten Hängen, die durch zahlreiche, hangparallel verlaufende Böschungen (Stufenraine) gegliedert werden und ausgedehnte Trockenrasen tragen. Das Bild der Vegetation wird meist von den Gräsern *Bromus erectus* und *Brachypodium pinnatum* bestimmt. Weitere, im Gebiet häufige Blütenpflanzen sind *Anemone sylvestris*, *Orchis militaris*, *Artemisia campestris*, *Eryngium campestre*, *Teucrium chamaedrys*, *Odontites luteus*, *Seseli annuum*, *Koeleria pyramidata*, *Aster amellus* und *Centaurea scabiosa*. Vereinzelt finden sich Vorkommen von *Orobanche arenaria*, *Bothriochloa ischaemum* und *Himantoglossum hircinum*. An den stark geneigten Böschungen, die eine nur lückige Kormophytenvegetation aufweisen, siedeln zahlreiche bemerkenswerte Moose. Kennzeichnend sind vor allem *Acaulon triquetrum*, *Phascum curvicolle*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum*, *Funaria pulchella*, *Fissidens bambergeri*, *Rhynchostegium megapolitanum*, *Thuidium abietinum*, *Aloina ambigua*, *Dicranella howei*, *Ecalypta vulgaris*, *Pottia lanceolata* und *Bryum ruderales* (AHRENS 2002). Die Böschungen sind während der Sommermonate sehr trocken. Außerdem werden die Wuchsorte von den hohen Temperaturen und der starken Sonneneinstrahlung geprägt.

Die Nomenklatur der Moose und Blütenpflanzen richtet sich nach KOPERSKI et al. (2000) und OBERDORFER (2001). Im Untersuchungsgebiet gesammelte Proben befinden sich in KR und im Herbar des Verfassers.

2.2 Aufnahme der Dauerflächen

Drei Dauerquadrate (Flächen A, B und C) wurden im März 1995 geschaffen, indem an drei Stellen einer stark geneigten, südostexponierten Böschung Löss aus den oberen Schichten (bis in eine Tiefe von 20–30 cm) entnommen, zerkleinert, sorgfältig durchmischt und nach Entfernung größerer Teile von Blütenpflanzen auf benachbarte Stellen der Böschung geschüttet wurde. Der lockere Löss an der Oberfläche der Aufschüttungen wurde nicht künstlich verdichtet. Die Dauerflächen mit einer Größe von 20 x 20 cm lagen in der Mitte der 10–15 cm hohen, etwa 50 x 40 cm großen Aufschüttungen. Zwischen März 1995 und März 2001 wurden ungefähr ein-

mal pro Monat Störungen der Substratoberfläche protokolliert und aufkommende Blütenpflanzen entfernt. Im Juli 1995 und jeweils im Februar/März der Jahre 1996–2001 wurden die Dauerflächen mittels eines Rahmens mit einer Größe von 20 x 20 cm und einer regelmäßigen Unterteilung in 25 Teilquadrate aufgenommen. Dabei wurde für jede Moosart die Anzahl der Pflanzen pro Teilquadrat ermittelt (fünf Kategorien: 0, 1–10, 11–50, 51–100, > 100 Pflanzen) und der prozentuale Deckungswert der Arten planimetrisch erfasst, außerdem wurden Daten zum Vorkommen und zur Häufigkeit von Sporophyten erhoben. Bei allen Arten, die Sporophyten bilden, wurde untersucht, ob die Pflanzen Innovations sprosse entwickeln.

In drei an stark geneigten Böschungen liegenden, 1 x 1 m großen Dauerquadraten (Flächen 1 und 2 befinden sich an südostexponierten Böschungen, Fläche 3 liegt an einer südwestexponierten Böschung) mit offenen Lössflächen (Tierbauten) und größeren *Acaulon triquetrum*-Beständen wurde die Entwicklung der Populationen zwischen Januar 1994 und März 1999 ungefähr einmal pro Monat beobachtet. Die Entstehung neuer, offener Lössflächen (etwa durch Tierbauten) und ihre Besiedlung mit *A. triquetrum* wurde protokolliert. In unregelmäßigen Zeitabständen wurden die Dauerflächen mittels eines Rahmens mit einer Größe von 1 x 1 m und einer regelmäßigen Unterteilung in 100 Teilquadrate aufgenommen. Die ungefähren Umrisse der offenen Lössflächen wurden gezeichnet und die Anzahl der *A. triquetrum*-Pflanzen pro Teilquadrat wurde ermittelt (fünf Kategorien: 0, 1–10, 11–50, 51–100, > 100 Pflanzen).

Alle Dauerflächen wurden mit einer starken Lupe abgesucht (Vergrößerung bis 28 x), Material wurde nur außerhalb der Flächen entnommen.

2.3 Lebensstrategien

Alle Moosarten, die während des Untersuchungszeitraums in den Dauerflächen vorkamen, wurden den von DURING (1979, 1992) beschriebenen Lebensstrategie-Kategorien zugeordnet. Dabei traten vor allem bei der Trennung von „annual shuttle“- und „short-lived shuttle“-Arten Schwierigkeiten auf. Diese Kategorien wurden hauptsächlich aufgrund der folgenden Merkmale differenziert: „Annual shuttle“-Arten: Aufwand für die sexuelle Reproduktion sehr hoch, von seltenen Ausnahmen abgesehen bilden alle Pflanzen Sporophyten; Innovations sprosse fehlen. „Short-lived shuttle“-Arten: Aufwand für die sexuelle

Tabelle 1. Entwicklung der Moose in Dauerbeobachtungsfläche A (Größe 20 x 20 cm), die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Der Löss wurde aus den oberen Schichten der Böschung entnommen. Links (Spalten 1–8) prozentuale Frequenz der Arten in den 5 x 5 = 25 Teilflächen, rechts (Spalten 9–16) Anzahl der Pflanzen in der Gesamtfläche (I: 1–10, II: 11–50, III: 51–100, IV: > 100 Pflanzen).

Nummer der Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Aufnahmedatum	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	
Gesamtartenzahl Moose	0	2	13	15	12	9	9	15	0	2	13	15	12	9	9	15	
Mittlere Artenzahl Moose pro Teilfläche	0	0,7	4,4	5,0	4,2	3,6	1,4	7,9	0	0,7	4,4	5,0	4,2	3,6	1,4	7,9	
<hr/>																	
„Annual shuttle“-Art																	
<i>Acaulon triquetrum</i>			56	25				32			III	II				II	
„Short-lived shuttle“-Arten																	
<i>Phascum cuspidatum</i>			24			4		64			I		I			II	
<i>Pterygoneurum ovatum</i>			4								I						
<i>Pterygoneurum subsessile</i>					4	4						I	I				
<i>Phascum curvicolle</i>			96	100	92	92	16	92			IV	IV	IV	IV	II	IV	
<i>Weissia longifolia</i>					4	16	20	16	72			II	II	II	II	IV	
<i>Pottia lanceolata</i>			56	64	64	76	56	40	76		III	III	IV	III	III	II	III
„Colonists“ s.str. und „ephemeral colonists“																	
<i>Barbula unguiculata</i>	16	32	52	44	48	16	96			II	II	III	II	II	I	IV	
<i>Fissidens bambergeri</i>		52	76	84	92	24	92				III	IV	III	III	II	IV	
<i>Dicranella howei</i>		44	60	52	32	8	68				III	IV	II	II	I	IV	
<i>Didymodon fallax</i>		32	52	24	16		64				II	III	II	I		II	
<i>Aloina ambigua</i>		4	4	4	4						I	I	I	I			
<i>Bryum spec.</i>		25	36	8			24				II	III	I			I	
<i>Didymodon rigidulus</i>			8	16			24					I	I			II	
<i>Bryum argenteum</i>			8									I					
„Perennial stayers“																	
<i>Rhynchostegium megapolitanum</i>		4	4		4	4	32				I	I		I	I	I	
<i>Amblystegium serpens</i>		4	12			16	36				I	I			I	I	
<i>Plagiomnium spec.</i>						4	12								I	I	
<i>Scleropodium purum</i>							4									I	

Aufnahmedatum: 1: 16.03.1995. 2: 25.07.1995. 3: 26.02.1996. 4: 28.02.1997 5: 20.02.1998. 6: 12.03.1999. 7: 28.02.2000. 8: 06.03.2001.

Reproduktion geringer, nicht alle Pflanzen entwickeln Sporophyten; Innovationssprosse vorhanden. „Ephemeral colonists“ und „colonists“ s.str. wurden zusammengefasst (= „colonists“ s.l.), ebenso „stress-tolerant perennials“ und „competitive perennials“ (= „perennial stayers“).

3. Ergebnisse

3.1 Verlauf der Besiedlung

Die Tabellen 1–3 und Abbildungen 1–11 zeigen den Ablauf der Besiedlung in den neu entstandenen Lössflächen A, B und C. Vertreter der Gattungen *Bryum* (mit Ausnahme von *B. argenteum*) und *Plagiomnium* wurden bei den Aufnahmen nicht bestimmt, da kein Material entnommen werden konnte. In der unmittelbaren Umgebung der Flächen ließen sich *Bryum violaceum*, *B. radiculosum*, *B. ruderale*, *B. bicolor*, *B. caespiticium* und *Plagiomnium affine* nachweisen.

Während des Beobachtungszeitraums kam es in den stark geneigten Dauerflächen fast ständig zu kleinen oder größeren Substratumlagerungen. In diesem Abschnitt soll zunächst beschrieben werden, wie die Besiedlung verläuft, wenn großflächige Umlagerungen der Lössoberfläche fehlen. Bei den kurzlebigen Moosen *Acaulon triquetrum* („annual shuttle“-Art) und *Phascum cuspidatum* („short-lived shuttle“-Art) lag der Schwerpunkt bereits im ersten Winterhalbjahr, teilweise auch im folgenden Winterhalbjahr (die ersten *A. triquetrum*-Jungpflanzen wurden schon nach etwa 6 Monaten beobachtet). Später kamen nur noch wenige Pflanzen vor oder die Arten ließen sich nicht mehr nachweisen. *Pterygoneurum subsessile* bildet ebenfalls kurzlebige Bestände. Die „short-lived shuttle“-Art wurde nur in Fläche B in größerer Menge beobachtet und kam hier vor allem im ersten und zweiten Winterhalbjahr vor. Im dritten Winterhalbjahr war die Art bereits seltener, danach fanden sich nur noch einzelne Sprosse oder das Moos fehlte vollständig. *Phascum curvicolle* („short-lived shuttle“-Art) gehört zu den Moosen, die in den Flächen am häufigsten beobachtet wurden. Die Art war bereits im ersten Winterhalbjahr häufig, aber die Schwerpunkte lagen im zweiten und dritten Winterhalbjahr. Danach ließ sich ein deutlicher Rückgang feststellen. Auch *Weissia longifolia* wurde teilweise bereits im ersten Winterhalbjahr beobachtet, aber nur in geringer Menge. Die Frequenz der „short-lived shuttle“-Art nahm im Beobachtungszeitraum langsam zu. Größere Bestände wurden

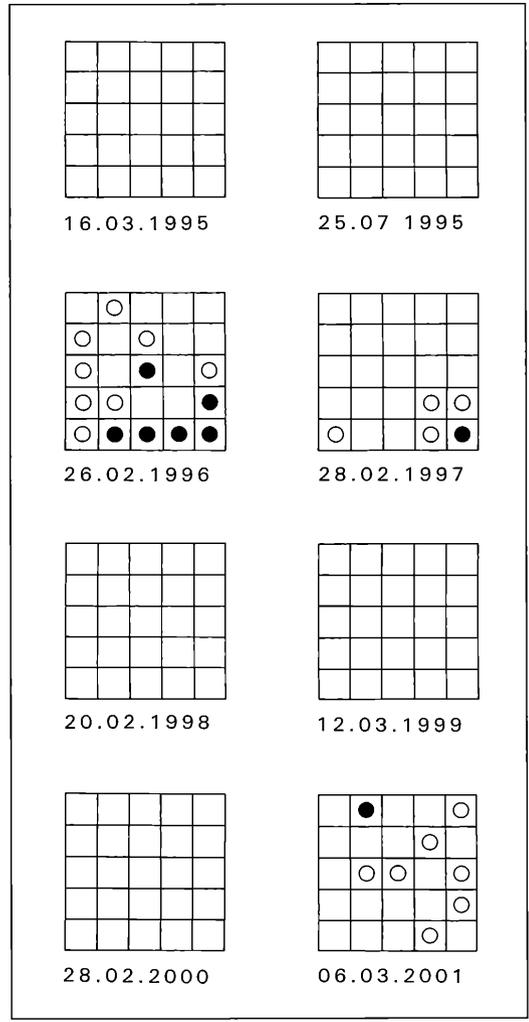


Abbildung 1. Entwicklung von *Acaulon triquetrum* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trockenwarmen Böschung bei Zeutern durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Der Löss wurde aus den oberen Schichten der Böschung entnommen. Die quadratische, 20 x 20 cm große Beobachtungsfläche ist in 5 x 5 = 25 Teilflächen unterteilt und wurde bis März 2001 untersucht. Signaturen in Abbildung 1–11: Kleine, leere Kreise: 1–10 Pflanzen; kleine, volle Kreise: 11–50 Pflanzen; kleine, volle, von einem Ring umgebene Kreise: 51–100 Pflanzen; große, volle Kreise: > 100 Pflanzen. – Alle Zeichnungen: M. AHRENS.

erst ab dem vierten Winterhalbjahr festgestellt, wobei die größten Vorkommen im letzten Beobachtungsjahr auftraten.

Bei *Pottia lanceolata* („short-lived shuttle“-Art) und

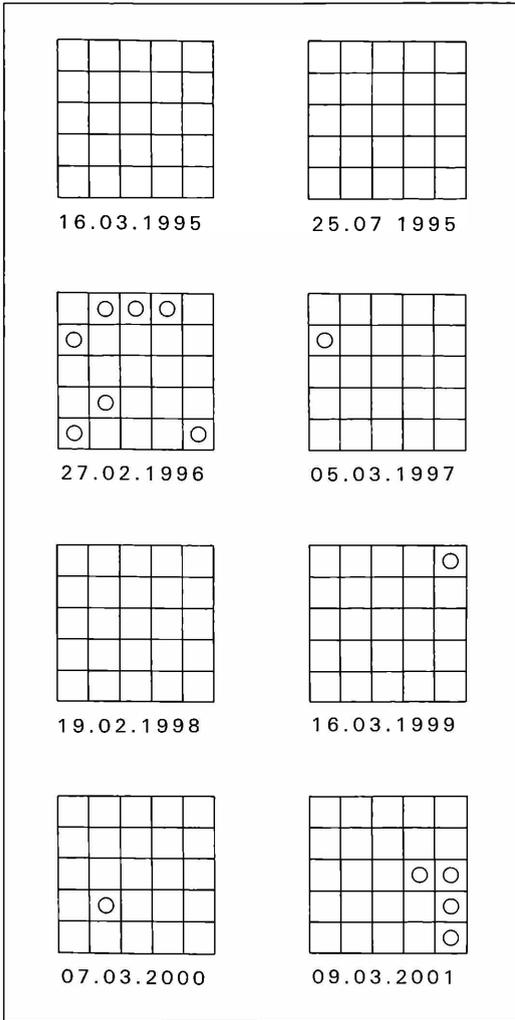


Abbildung 2. Entwicklung von *Phascum cuspidatum* in Dauerfläche B, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

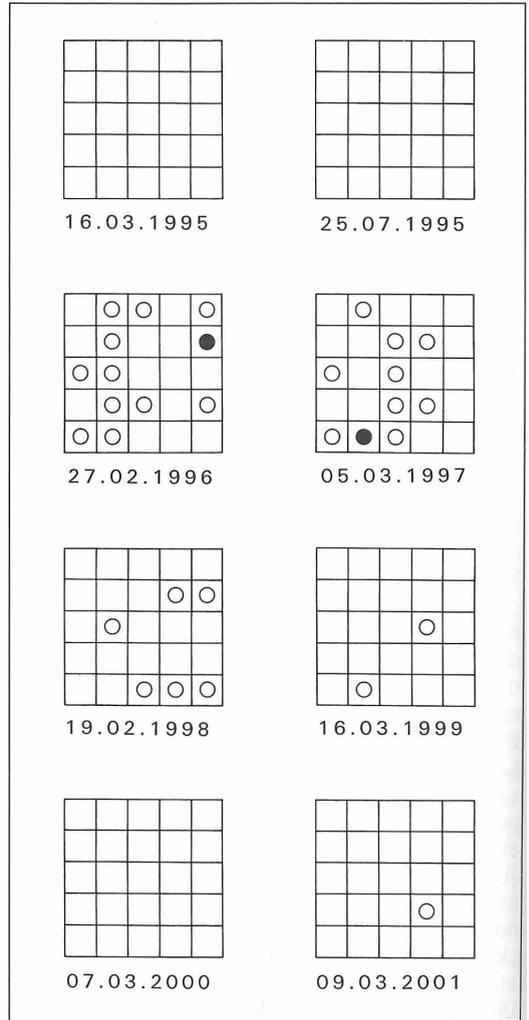


Abbildung 3. Entwicklung von *Pterygoneurum subsessile* in Dauerfläche B, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

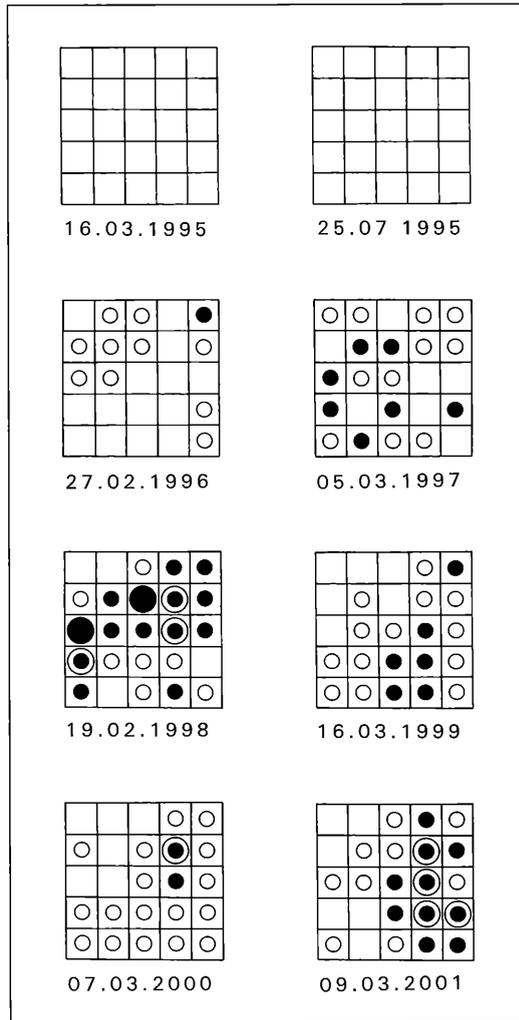
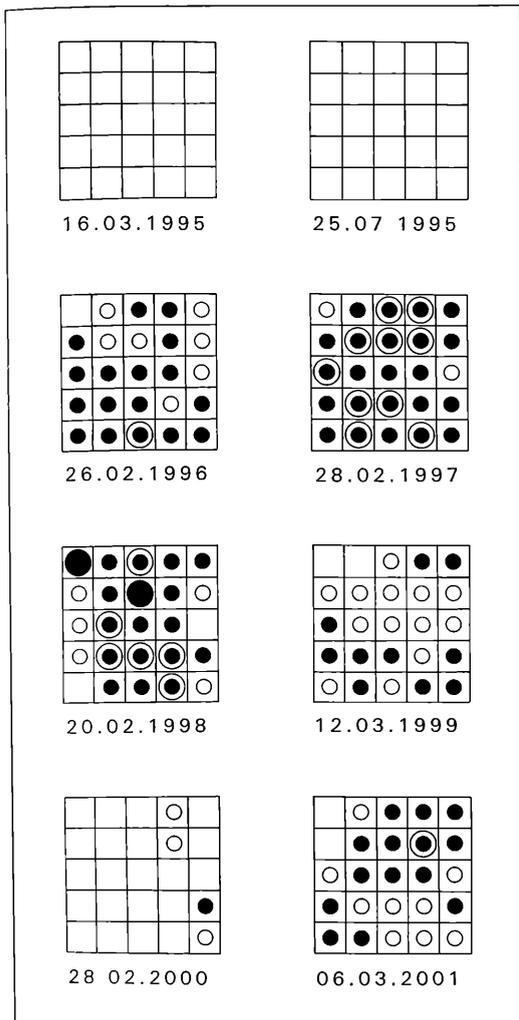


Abbildung 4. Entwicklung von *Phascum curvicolle* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

Abbildung 5. Entwicklung von *Phascum curvicolle* in Dauerfläche B, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

Tabelle 2. Entwicklung der Moose in Dauerbeobachtungsfläche B (Größe 20 x 20 cm), die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Der Löss wurde aus den oberen Schichten der Böschung entnommen. Links (Spalten 1–8) prozentuale Frequenz der Arten in den 5 x 5 = 25 Teilflächen, rechts (Spalten 9–16) Anzahl der Pflanzen in der Gesamtfläche (I: 1–10, II: 11–50, III: 51–100, IV: > 100 Pflanzen).

Nummer der Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Aufnahmedatum	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
Gesamtartenzahl Moose	0	5	13	11	10	12	11	13	0	5	13	11	10	12	11	13
Mittlere Artenzahl Moose pro Teilfläche	0	0,5	3,4	3,2	3,3	4,3	3,4	5,8	0	0,5	3,4	3,2	3,3	4,3	3,4	5,8
<hr/>																
„Annual shuttle“-Art																
<i>Acaulon triquetrum</i>			80	12	4	28	4	84			IV	I	I	I	I	II
„Short-lived shuttle“-Arten																
<i>Phascum cuspidatum</i>			28	4		4	4	16			II	I		I	I	I
<i>Pterygoneurum subsessile</i>			48	40	24	8		4			II	II	I	I		I
<i>Phascum curvicolle</i>			44	72	84	76	76	76			III	IV	IV	IV	IV	IV
<i>Weissia longifolia</i>			12	8	20	64	68	100			II	I	II	IV	IV	IV
<i>Pottia lanceolata</i>		24	56	68	72	100	96	88		II	III	IV	III	IV	IV	IV
„Colonists“ s.str. und „ephemeral colonists“																
<i>Bryum spec.</i>	8	8	8	8	24	16	40		II	I	I	I	I	II	II	
<i>Barbula unguiculata</i>	4	28	48	36	36	24	68		II	II	II	III	III	II	III	
<i>Fissidens bambergeri</i>	4	20	48	68	64	28	56		II	III	III	III	III	II	III	
<i>Didymodon rigidulus</i>				12	4	8	4	4				I	I	I	I	I
<i>Bryum argenteum</i>	8	8							II	I						
<i>Didymodon fallax</i>		4									I					
„Perennial stayers“																
<i>Rhynchostegium megapolitanum.</i>		4	4	8	16	12	32			I	I	I	I	I	I	I
<i>Scleropodium purum</i>					4	4								I		I
<i>Amblystegium serpens</i>						4	4								I	I
<i>Eurhynchium hians</i>		4									I					

Aufnahmedatum: 1: 16.03.1995. 2: 25.07.1995. 3: 27.02.1996. 4: 05.03.1997 5: 19.02.1998. 6: 16.03.1999. 7: 07.03.2000. 8: 09.03.2001.

Barbula unguiculata, *Didymodon fallax*, *Fissidens bambergeri* und *Dicranella howei* („colonists“) waren die Bestände im Vergleich mit den bisher behandelten Arten geringeren Schwankungen unterworfen. Hier sind die Schwerpunkte in bestimmten Besiedlungsphasen weniger deutlich. *P. lanceolata* und *B. unguiculata* wurden schon bei der ersten Aufnahme im Sommer 1995 etwa vier Monate nach Anlage der Flächen beobachtet, wobei *P. lanceolata* bereits häufiger vorkam. Auch *F. bambergeri* ließ sich zu dieser Zeit in den Randbereichen von zwei Flächen in geringer Menge feststellen. *D. howei* und *D. fallax* traten erst später im ersten Winterhalbjahr auf. *P. lanceolata* kam bereits im ersten Winterhalbjahr ziemlich häufig vor. Dagegen waren *B. unguiculata*, *D. fallax*, *F. bambergeri* und *D. howei* im zweiten Winterhalbjahr deutlich häufiger als im ersten. Ab dem zweiten Winterhalbjahr nahmen die Bestände von *P. lanceolata*, *B. unguiculata*, *D. fallax* und *D. howei* mehr oder weniger deutlich ab (Ausnahme: *P. lanceolata* in Fläche B, hier deutliche Zunahme), während *F. bambergeri* häufiger wurde.

Von den pleurokarpen Laubmoosen *Rhynchoszegium megapolitanum*, *Amblystegium serpens*, *Scleropodium purum* und *Eurhynchium hians* und von *Plagiomnium spec.* („perennial stayers“) wurden während des Beobachtungszeitraums nur einzelne Sprosse beobachtet. Die ersten Vorkommen ließen sich bereits im ersten Winterhalbjahr feststellen. Die Arten wurden mit zunehmenden Alter der Offenflächen etwas häufiger.

In den ersten Monaten nach Anlage der Flächen wurde beobachtet, dass einzelne Sprosse oder Sprossfragmente von *Pottia lanceolata*, *Barbula unguiculata*, *Encalypta vulgaris*, *Fissidens bambergeri*, *Bryum spec.* und *Weissia longifolia*, die im durchmischten Substrat vorkamen, weitergewachsen sind.

Die Gesamtdeckung der einzelnen Arten in den Dauerflächen lag während des Beobachtungszeitraums fast stets unter 1 %. Nur in wenigen Einzelfällen (insbesondere bei *W. longifolia* in den Winterhalbjahren 2000 und 2001) wurden Deckungswerte zwischen 1 und 5 % erreicht. Auch sechs Jahre nach Entstehung der Offenflächen war nur ein geringer Teil der Lössoberfläche von Moosen besiedelt. Mit zunehmenden Alter der Aufschüttungen verändert sich die Struktur des Substrats, weil der lockere Löss durch Niederschläge verdichtet wird. Falls die Substratoberfläche nicht durch Umlagerungen gestört wurde, finden sich in älteren Lössflächen oft schwärzliche Überzüge von Blaualgen (Cyanophyta).

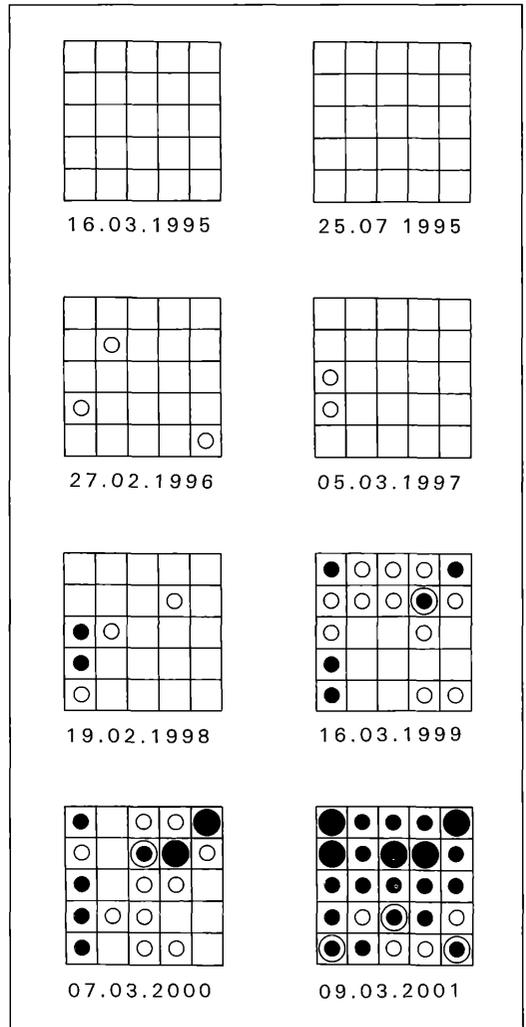


Abbildung 6. Entwicklung von *Weissia longifolia* in Dauerfläche B, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

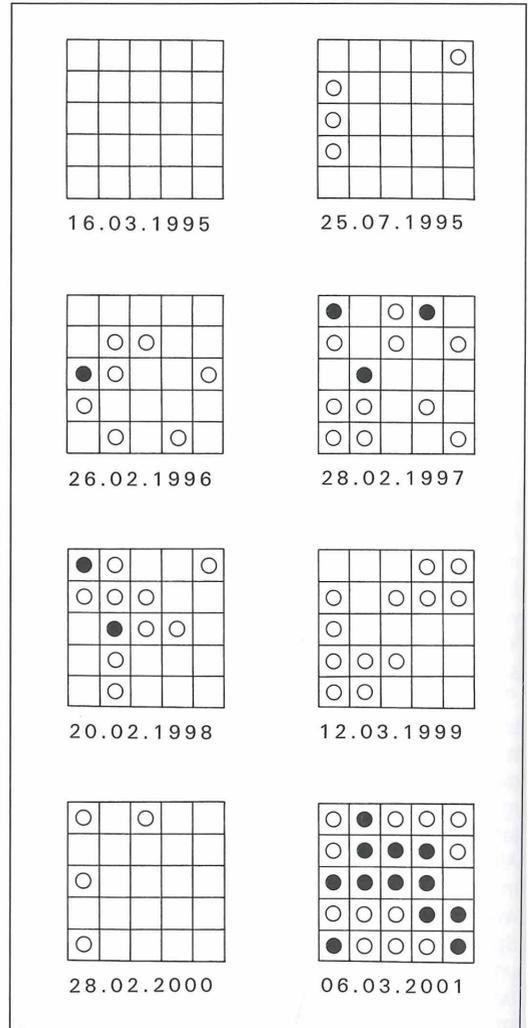
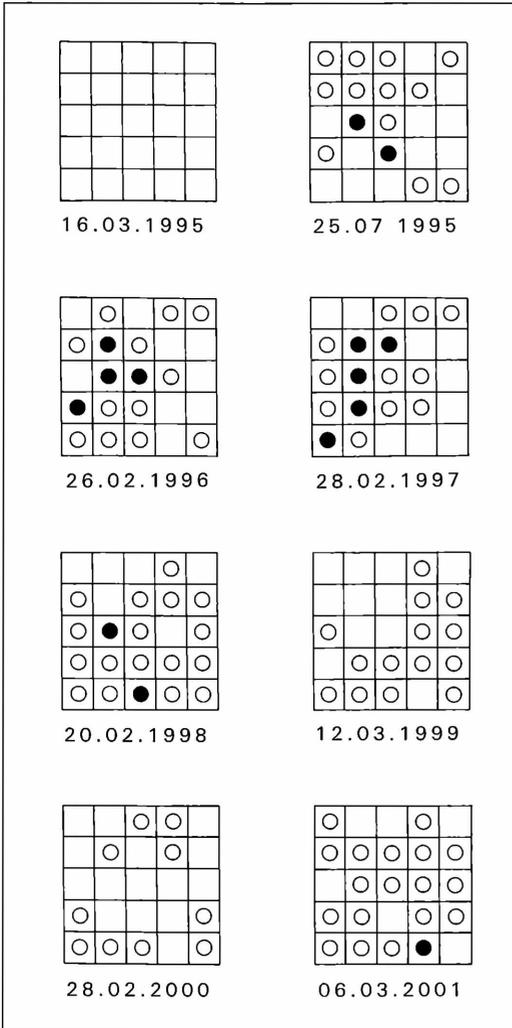


Abbildung 7. Entwicklung von *Pottia lanceolata* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

Abbildung 8. Entwicklung von *Barbula unguiculata* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

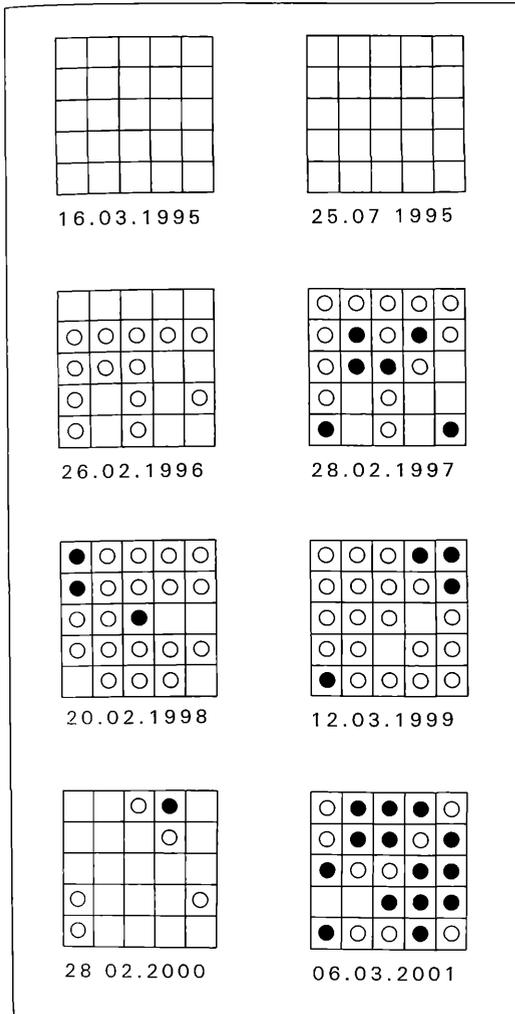


Abbildung 9. Entwicklung von *Fissidens bambergeri* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trockenwarmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

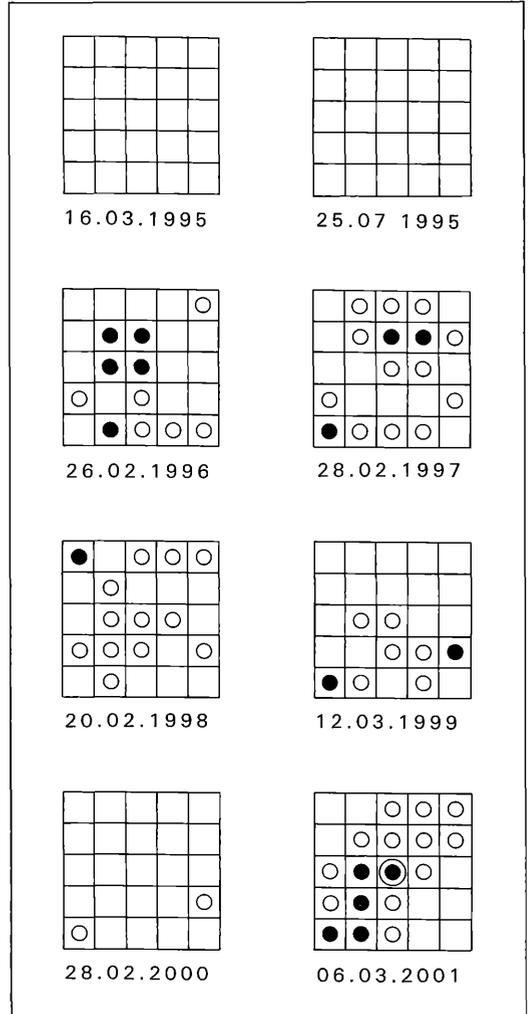


Abbildung 10. Entwicklung von *Dicranella howei* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trockenwarmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

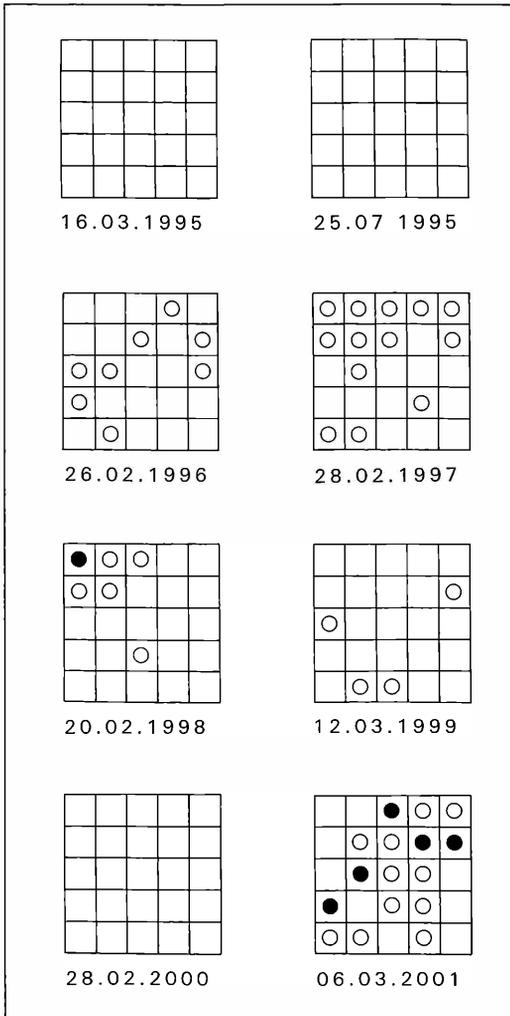


Abbildung 11. Entwicklung von *Didymodon fallax* in Dauerfläche A, die im März 1995 an einer trockenwarmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

3.2 Einfluss von Substratumlagerungen auf den Besiedlungsverlauf

Die Dauerquadrate liegen an stark geneigten Lössböschungen, wo die Oberfläche des Substrats immer wieder durch Erosionsvorgänge umgelagert wird. Lössbrocken können an den Böschungen herabrollen und bei starken Regenfällen kommt es häufig zur Abschwemmung von Löss. Kleinere Lössstücke werden auch durch das Wachstum der Blütenpflanzen bewegt, insbesondere im Frühjahr. Die Lössflächen können außerdem durch Grabungsaktivitäten von Kleinsäuern und durch Wildwechsel umgestaltet werden.

In Dauerfläche C fanden im Herbst 1995 größere Substratumlagerungen durch Wildwechsel statt, wodurch die Besiedlung in einem frühen Stadium um etwa ein Jahr verzögert wurde (Tab. 3). Aufgrund der Störungen kamen in der Fläche im ersten Winterhalbjahr nur wenige Moosspore vor. Kommt es in einem späteren Stadium der Besiedlung zu Umlagerungen der Substratoberfläche, werden die in den Flächen wachsenden Moosbestände zunächst dezimiert oder vernichtet. In der Folgezeit können die Offenflächen erneut besiedelt werden. Dabei besteht ein Zusammenhang zwischen der Jahreszeit, in der die Substratumlagerungen stattfinden, und dem Ablauf der Wiederbesiedlung. Im Herbst 1999 traten in den Flächen A und B größere Umlagerungen durch Tritt auf (Fläche A wurde außerdem im Frühjahr und Sommer 1999 durch die Entstehung von Kleinsäuger-Tierbauten umgestaltet), wodurch die Moosvegetation dezimiert wurde, insbesondere in Fläche A (Tab. 1, Aufnahmen im Februar/März 2000). Erst im nächsten Winterhalbjahr waren in den Offenflächen wieder größere Moosbestände zu finden (Aufnahmen im März 2001). Ebenso kam es in Fläche C im Winter 1998 zu größeren Substratumlagerungen durch Erosion, was zu einer Dezimierung der Moosbestände führte (Tab. 3, Aufnahme im März 1999). Erst bei der nächsten Aufnahme im März 2000 wurden in den neu entstandenen Lössflächen teilweise wieder Moose beobachtet.

In der sehr stark geneigten Fläche C traten auch im Sommer 1996 und im Frühjahr 1997 größere Umlagerungen durch Erosion auf. In den dabei entstandenen Offenflächen siedelten aber bereits in den folgenden Winterhalbjahren wieder größere Moosbestände (Tab. 3, Aufnahmen im März 1997 und Februar 1998), weil diese Störungen zu einem früheren Zeitpunkt stattfanden. Zwischen Frühjahr 2000 und Frühjahr 2001 wurde die Fläche durch die Entstehung eines Kleinsäuger-Tierbaus, durch

Tabelle 3. Entwicklung der Moose in Dauerbeobachtungsfläche C (Größe 20 x 20 cm), die im März 1995 an einer trocken-warmen Böschung durch Aufschütten von Löss angelegt wurde. Der Löss wurde aus den oberen Schichten der Böschung entnommen. Links (Spalten 1–7) prozentuale Frequenz der Arten in den 5 x 5 = 25 Teilflächen, rechts (Spalten 8–14) Anzahl der Pflanzen in der Gesamtfläche (I: 1–10, II: 11–50, III: 51–100, IV: > 100 Pflanzen).

Nummer der Spalte	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Aufnahmedatum	1	2	3	4	5	6	7	1	2	3	4	5	6	7
Gesamtartenzahl Moose	0	6	4	13	13	9	9	0	6	4	13	13	9	9
Mittlere Artenzahl Moose pro Teilfläche	0	0,7	0,2	3,6	4,5	1,8	2,5	0	0,7	0,2	3,6	4,5	1,8	2,5
<hr/>														
„Annual shuttle“-Art														
<i>Acaulon triquetrum</i>			4	32	52						I	III	III	
„Short-lived shuttle“-Arten														
<i>Phascum cuspidatum</i>				12	8		20				II	I		II
<i>Pterygoneurum subsessile</i>				12		4					I		I	
<i>Phascum curvicolle</i>			4	48	84	32	20			I	IV	IV	III	II
<i>Weissia longifolia</i>				28	48	20	40				II	III	II	II
<i>Pottia lanceolata</i>		20	4	48	60	56	56		II	I	III	III	III	III
„Long-lived shuttle“-Art														
<i>Encalypta vulgaris</i>		4							I					
„Colonists“ s.str. und „ephemeral colonists“														
<i>Barbula unguiculata</i>	24	12	52	64	12	44		II	I	III	III	II	II	II
<i>Fissidens bambergi</i>	16		28	16	40	28		I		II	II	II	II	II
<i>Bryum spec.</i>	4		48	60	12	32		I		III	III	II	II	II
<i>Didymodon rigidulus</i>				20	12	4	4				II	II	I	I
<i>Bryum argenteum</i>		4		16	28				I		II	II		
<i>Barbula convoluta</i>				8	4						I	I		
<i>Pseudocrossidium hornsuschianum</i>				4	8						I	I		
„Perennial stayers“														
<i>Plagiomnium spec.</i>						4	4						I	I
<i>Amblystegium serpens</i>				4								I		

Aufnahmedatum: 1: 16.03.1995. 2: 25.07.1995. 3: 26.02.1996. 4: 05.03.1997 5: 18.02.1998. 6: 17.03.1999. 7: 21.03.2000.

Tabelle 4. Entstehung offener Lössflächen (Tierbauten) und ihre Besiedlung mit *Acaulon triquetrum* in den Dauerflächen 1 und 2. Die Dauerquadrate (Größe 1 x 1 m) liegen an trocken-warmen Lössböschungen und wurden zwischen Januar 1994 und März 1999 untersucht. Zur Lage der Offenflächen vergleiche Abbildung 12 und 13.

	Dauerfläche 1			Dauerfläche 2			
Nummer der Offenfläche	1	2	3	4	5	6	7
Lage und Ausdehnung der Offenfläche (mit Datum)	G1-I1 G2-I2 G3-I3 G4-I4 (07.02.1997)	I9-J9 J10 (11.02.1998)	B1-D1 B2-D2 B3-D3 (11.02.1998)	B4-C4 A5-B5 B6 (11.02.1998)	J1 (11.02.1998)	D3-F3 E4-F4 E5 (03.03.1999)	A1-D1 A2-D2 A3-C3 B4-C4 B5-C5 (11.02.1998)
Zeitraum der Entstehung der Offenfläche	10.1995	08.1997	09.1997	09.1997	09.1997	06.1998	11.1996
Zeitraum der ersten Beobachtung von <i>Acaulon triquetrum</i> in der Offenfläche	07.1996	06.1998	06.1998	09.1998	09.1998	11.1998	07.1997
Periode zwischen der Entstehung der Offenfläche und der ersten Beobachtung von <i>Acaulon triquetrum</i>	9-10 Monate	9-11 Monate	8-10 Monate	11-13 Monate	11-13 Monate	4-6 Monate	7-9 Monate

Wildwechsel und durch Erosion umgestaltet. Im Frühjahr 2001 fanden sich fast ausschließlich offene Lössflächen ohne Vegetation, daher wurde die Dauerfläche nicht mehr aufgenommen. Bei einem Vergleich der Aufnahmen der Flächen A und B in den Winterhalbjahren vor und nach den großflächigen Substratumlagerungen (März 1999 und März 2001) wird deutlich, dass die Pionierarten *Acaulon triquetrum* und *Phascum cuspidatum* nach den Umgestaltungen der Lössoberfläche erneut auftraten oder deutlich häufiger vorkamen. Die Bestände von *Phascum curvicolle*, *Weissia longifolia*, *Pottia lanceolata*, *Barbula unguiculata*, *Didymodon fallax*, *Fissidens bambergi* und *Dicranella howei* haben ebenfalls zugenommen (Ausnahme: *F. bambergi* in Fläche B, hier leichte Abnahme). Durch Erosionsvorgänge, durch Wildwechsel und durch die Grabungsaktivitäten von Kleinsäufern wurde ständig Löss mit Diasporen oder Sprossen von Moosen aus angrenzenden Regionen in die Dauerflächen verfrachtet.

3.3 Entwicklung von *Acaulon triquetrum* auf Tierbauten

A. triquetrum wurde im Untersuchungsgebiet fast ausschließlich auf offenem, frisch heraus gegrabenen, lockeren, kalkreichen Löss an jungen Tierbauten von Kleinsäufern beobachtet. Diese offenen Lössflächen sind häufig nur wenige Quadratdezimeter groß und inselartig an den stark geneigten Böschungen verteilt. Sie werden meistens rasch von Blütenpflanzen überwachsen, insbesondere von *Teucrium chamaedrys*, *Bromus erectus*, *Origanum vulgare* und *Euphorbia cyparissias*. Dabei liegt der Schwerpunkt des Wachstums im Frühjahr. Während der Untersuchungen entstanden an den Böschungen aber in jedem Jahr neue Tierbauten, die von *A. triquetrum* rasch besiedelt werden können. Nach der Entstehung der Tierbauten kommt es durch Erosionsvorgänge, durch Wildwechsel und durch erneute Grabungsaktivitäten der Tiere häufig zu Substratumlagerungen. Dadurch kann sich die Entwicklung von *A. triquetrum* in neu geschaffenen Offenflächen verzögern. Häufig werden durch Umlagerungen des Lösses auch Bestände der Art dezimiert oder vernichtet. Andererseits können neue Wuchsorte entstehen, wenn sich die offenen Lössflächen durch diese Vorgänge erweitern.

Die Abbildungen 12–14 und Tabelle 4 zeigen die Entwicklung von *A. triquetrum* in den 1 x 1 m großen Dauerflächen 1–3. Zu Beginn der Untersuchungen im Januar 1994 kamen in allen drei

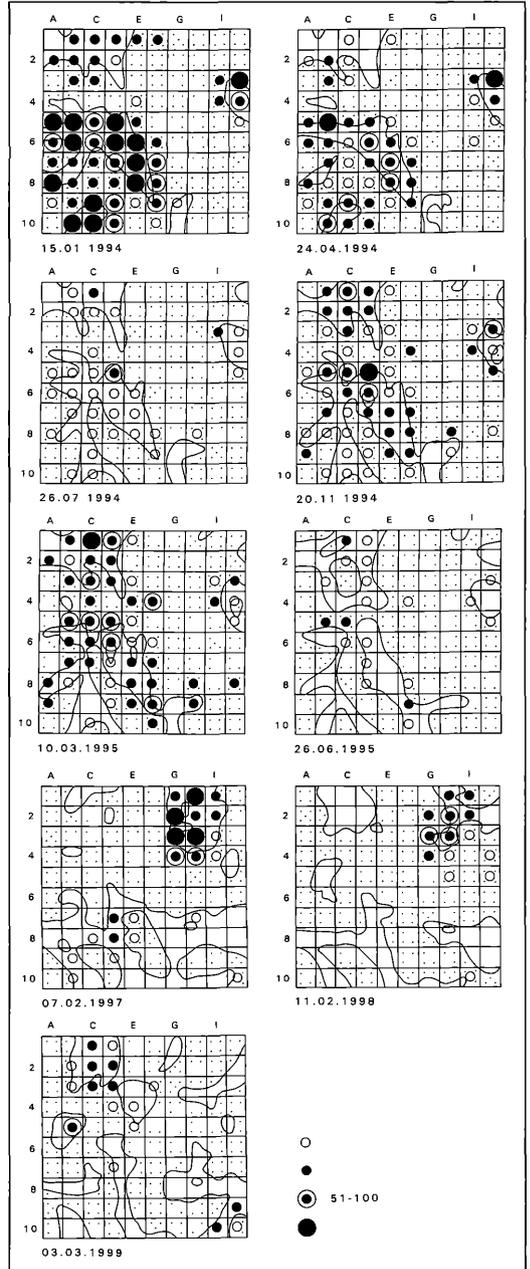


Abbildung 12. Entwicklung von *Acaulon triquetrum* in Dauerfläche 1. Die quadratische, 1 x 1 m große Beobachtungsfläche liegt an einer trocken-warmen Lössböschung bei Zeutern und wurde in 10 x 10 = 100 Teilflächen unterteilt. Untersuchungszeitraum: Januar 1994–März 1999. Gerasterte Flächen: Bereiche mit ± dichtem Kormophytenbewuchs. Umrandete, nicht gerasterte Flächen: Offene Lössflächen ohne Kormophytenbewuchs.

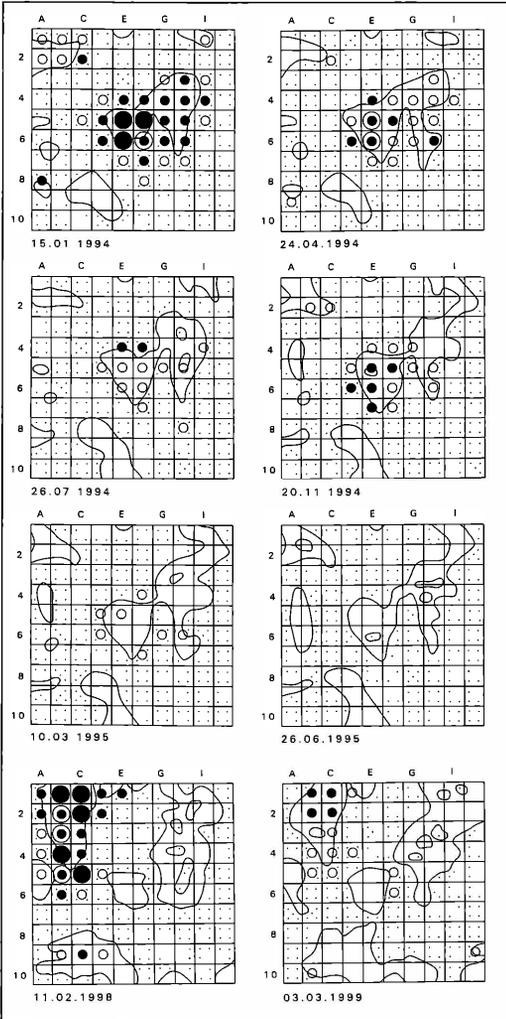


Abbildung 13. Entwicklung von *Acaulon triquetrum* in Dauerfläche 2. Weitere Erläuterungen in Abbildung 12.

Dauerquadraten offene, junge Lössflächen an Tierbauten mit größeren *A. triquetrum*-Beständen vor. Die ersten sechs Aufnahmen der Dauerflächen 1 und 2 dokumentieren die Entwicklung dieser Bestände. Bei den Aufnahmen im April 1994 wurde ein deutlicher Rückgang festgestellt, weil sich ein großer Teil der inzwischen abgestorbenen Pflanzen vom Substrat abgelöst hat und an den steilen Böschungen verfrachtet wurde. Im Juli 1994 fanden sich in den Flächen nur junge, grüne Pflanzen in geringer Menge, alte Sprosse aus dem vergangenen Winterhalbjahr ließen sich nicht mehr feststellen. Bis zum nächsten Aufnah-

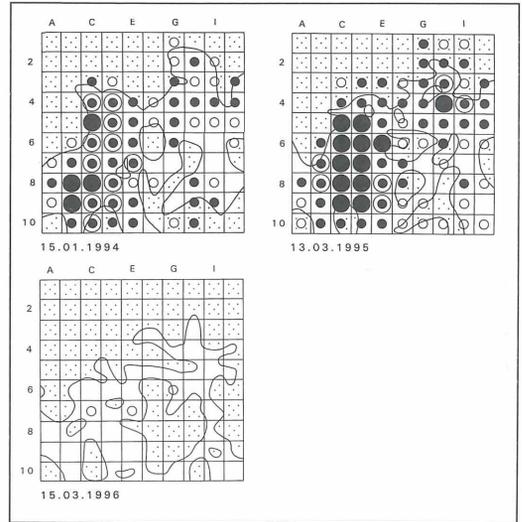


Abbildung 14. Entwicklung von *Acaulon triquetrum* in Dauerfläche 3. Weitere Erläuterungen in Abbildung 12.

metermin im November 1994 war eine deutliche Zunahme der Pflanzen zu beobachten, insbesondere in Dauerfläche 1. Bei der folgenden Aufnahme im März 1995 hatte sich der Bestand von *A. triquetrum* in Dauerfläche 1 etwas vergrößert. In Dauerfläche 2 wurden die Pflanzen dagegen durch Substratumlagerungen dezimiert. Ein Vergleich der Aufnahmen aus dem Januar 1994 und März 1995 zeigt, dass die Pflanzen in beiden Flächen deutlich seltener geworden sind, insbesondere in Dauerquadrat 2. Bei der Aufnahme im Juni 1995 wurden in Dauerfläche 1 nur wenige, grüne Jungpflanzen beobachtet, ältere Sprosse aus dem letzten Winterhalbjahr ließen sich nicht mehr feststellen. Im Dauerquadrat 2 war *A. triquetrum* jetzt nicht mehr zu finden. In der Folgezeit wurde die Art auch in Dauerfläche 1 zunächst nicht mehr nachgewiesen.

Bei der zweiten Aufnahme von Dauerfläche 3 im März 1995 hatte sich der Bestand des Mooses vergrößert (Abb. 14). Im nachfolgenden Winterhalbjahr wurden in der Dauerfläche nur noch wenige, einzelne Sprosse festgestellt (bei der Aufnahme im März 1996 wurden drei Pflanzen beobachtet). In der Folgezeit konnte die Art in der Fläche zunächst nicht mehr nachgewiesen werden.

Zwischen 1995 und 1998 entstanden in den Dauerflächen acht offene Lössflächen an Tierbauten, die alle von *A. triquetrum* besiedelt wurden. Dabei lagen zwischen der Entstehung dieser Offenflächen und der ersten Beobachtung der Pflanzen 9–10, 9–11, 8–10, 11–13, 11–13, 4–6,

11–13 und 7–9 Monate (Tab. 4 und Abb. 12–13 sowie eine weitere Offenfläche in Dauerquadrat 2, die im August 1995 an einem Tierbau entstand und in der sich im August 1996 (nach 11–13 Monaten) erstmals Jungpflanzen feststellen ließen). Zwischen der Jahreszeit, in der sich die offenen Lössflächen bilden, und dem Besiedlungsverlauf besteht ein deutlicher Zusammenhang. Entstehen die Offenflächen im späten Frühjahr oder im Frühsommer, können sich die Pflanzen bereits nach wenigen Monaten im folgenden Herbst entwickeln. Wenn die offenen Lössflächen dagegen im Hochsommer, im Spätsommer oder im Herbst entstehen, lassen sich die ersten *A. triquetrum*-Jungpflanzen erst im Frühjahr oder Sommer des nächsten Jahres nachweisen.

Nach ihrer Entstehung werden die jungen Lössflächen meist von zwei aufeinander folgenden *A. triquetrum*-Generationen besiedelt, seltener entwickelt sich nur eine Generation. Später kommen in den Offenflächen nur noch wenige Einzelpflanzen vor oder die Art fehlt an dieser Stelle vollständig, obwohl sich an diesen älteren Tierbauten fast immer noch größere offene Lössflächen finden, die nicht von anderen Moosen oder von Kormophyten besiedelt werden.

3.4 Vorkommen von Sporophyten und Innovations sprossen

In den Dauerflächen entwickelten *Acaulon triquetrum*, *Phascum cuspidatum*, *P. curvicolle*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum*, *Pottia lanceolata* und *Weissia longifolia* Sporenkapseln. Bei den übrigen Moosarten wurden im Beobachtungszeitraum keine Sporophyten festgestellt. Alle Arten mit Ausnahme von *Weissia longifolia* bildeten bereits im ersten Winterhalbjahr nach Anlage der Flächen Sporenkapseln. Bei *Weissia longifolia* kamen erst im dritten Winterhalbjahr Sporophyten vor. Die Sporophytenhäufigkeit zeigte deutliche Unterschiede. Von seltenen Ausnahmen abgesehen entwickeln alle Pflanzen von *Acaulon triquetrum* Sporophyten. *Phascum cuspidatum*, *P. curvicolle*, *Pterygoneurum subsessile* und *P. ovatum* bilden oft Sporenkapseln, aber Pflanzen ohne Sporophyten sind ebenfalls häufig. Bei den meisten Pflanzen von *Pottia lanceolata* wurden keine Sporophyten festgestellt, Kapseln kommen hier selten bis ziemlich häufig vor. *Weissia longifolia* bildet selten Sporophyten, nur im letzten Beobachtungsjahr 2001 fanden sich stellenweise zahlreiche Sporenkapseln.

Acaulon triquetrum ist die einzige Art mit sexueller Reproduktion, bei der keine Innovationsprosse auftreten. *Phascum cuspidatum*, *P. cur-*

vicolle, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum*, *Pottia lanceolata* und *Weissia longifolia* bilden Innovationsprosse.

4. Diskussion

4.1 Verlauf der Besiedlung

Die offenen, neu entstandenen Lössflächen können bereits nach wenigen Monaten von verschiedenen Pioniermoosen („shuttle“-Arten und „colonists“) besiedelt werden. Mehrere Untersuchungen zeigen ebenfalls, dass die Entwicklung der Moosvegetation auf neu geschaffenen Substratflächen sehr rasch verlaufen kann (z.B. JOENJE & DURING 1977, MILES & LONGTON 1987, VAN TOOREN & DURING 1988, LLORET 1991, v.D. DUNK 1994), obwohl detaillierte Beobachtungen an vergleichbaren Standorten bisher fehlen. Die „short-lived shuttle“-Art *Pottia lanceolata* kann die offenen Substratflächen offenbar am schnellsten besiedeln. Erkennbar ist die Tendenz, dass „short-lived shuttle“- und „annual shuttle“-Arten bereits im ersten Winterhalbjahr häufig vorkamen oder in dieser Periode sogar ihren Schwerpunkt hatten (Ausnahme: *Weissia longifolia*), während die größten Vorkommen der „colonists“ *Barbula unguiculata*, *Didymodon fallax*, *Fissidens bambergeri* und *Dicranella howei* erst später beobachtet wurden. Allgemein waren die Bestände der „shuttle“-Arten größeren Schwankungen unterworfen als die „colonists“, bei ihnen waren deutlichere Schwerpunkte in bestimmten (frühen) Perioden der Besiedlung erkennbar (Ausnahme: *Pottia lanceolata*).

Daueruntersuchungen an anderen Standorten belegen ebenfalls, dass sich die Dynamik von Vertretern der verschiedenen Lebensstrategiekategorien unterscheiden kann. In Dauerflächen an exponierten, offenen Standorten in Spanien war die Dynamik bei „annual shuttle“- und „short-lived shuttle“-Arten am höchsten, das dynamische Verhalten der „colonists“ war etwas schwächer ausgeprägt (DURING & LLORET 1996). Diese Differenzen lassen sich zwar wahrscheinlich teilweise auf Häufigkeitsunterschiede zurückführen, da eine starke negative Korrelation zwischen Dynamik und Frequenz der Arten festgestellt wurde, dürften aber zum Teil auf den unterschiedlichen Lebenszyklen der Vertreter beruhen. Die kurzlebigen „shuttle“-Arten können an anderen Wuchsorten allerdings vollkommen fehlen. In zwei Waldgebieten in den Niederlanden wurden neu geschaffene, offene Erdflächen an Böschun-

gen in den ersten Jahren vor allem von Moosen besiedelt, die sich den „colonists“ zuordnen lassen; „shuttle“-Arten ließen sich nicht nachweisen (VAN TOOREN & DURING 1988).

Die Bestände fast aller „shuttle“-Arten und „colonists“ sind kurzlebig. Spätestens nach dem dritten Winterhalbjahr ließ sich ein deutlicher Rückgang feststellen, falls keine größeren Substratumlagerungen stattfanden, obwohl nach dieser Zeit nur ein geringer Teil der Lössoberfläche von Moosen besiedelt war und der Konkurrenzdruck der Blütenpflanzen durch Pflegemaßnahmen ausgeschaltet wurde. Eine längere Lebensdauer der Populationen ist jedoch kaum sinnvoll, weil die Offenflächen aufgrund ihrer geringen Größe normalerweise innerhalb weniger Jahre von Blütenpflanzen überwachsen werden. Zwischen den verschiedenen Arten lassen sich deutliche Unterschiede erkennen. So kann die kurzlebige „annual shuttle“-Art *Acaulon triquetrum* die offenen Lössflächen bereits nach wenigen Monaten besiedeln und hat ihren Schwerpunkt schon im ersten Winterhalbjahr, wobei sich an einer Stelle meistens zwei aufeinander folgende Generationen entwickeln (ähnlich verhält sich die „short-lived shuttle“-Art *Phascum cuspidatum*), während die größten Bestände der „short-lived shuttle“-Art *Phascum curvicolle* erst im zweiten und dritten Winterhalbjahr vorkamen. Eine Ausnahme bildet *Weissia longifolia* („short-lived shuttle“-Art), die mit zunehmendem Alter der Flächen deutlich häufiger wurde. Abweichend verhält sich auch *Fissidens bambergeri* („colonist“, Zunahme nach dem zweiten Winterhalbjahr).

Dauerbeobachtungen in Großbritannien belegen, dass die Bestände der Pionierart *Atrichum undulatum* an offenerdigen Standorten normalerweise ebenfalls nur 2–3 Jahre an einer Stelle bestehen; danach geht das Moos auch dort stark zurück, wo die Konkurrenz durch andere Arten keine Rolle spielt, verschwindet aber nicht vollständig (MILES & LONGTON 1987).

Pleurokarpe Laubmoose und *Plagiomnium* spec. („perennial stayers“) waren in den Dauerflächen stets selten, obwohl ihre Frequenz während des Beobachtungszeitraums etwas zunahm. Diese Arten kommen an den untersuchten Böschungen generell nur vereinzelt vor, was vermutlich auf der starken Neigung der Wuchsorte und auf den häufigen Umlagerungen der Substratoberfläche beruht. Die ausdauernden „perennial stayers“ traten auch bei der Besiedlung stark geneigter Erdraine in den Niederlanden vollkommen in den Hintergrund (VAN TOOREN & DURING 1988).

In den offenen Lössflächen kommt es fast ständig zu Substratumlagerungen, insbesondere durch Erosionsvorgänge, durch Grabungen von Kleinsägern und durch Wildwechsel. Nach größeren Umgestaltungen der Lössoberfläche können die betroffenen Bereiche erneut besiedelt werden. Dabei ähnelt der Ablauf der Wiederbesiedlung prinzipiell dem Verlauf der Besiedlung nach Anlage der Flächen.

Bei der Untersuchung der 1 x 1 m großen Dauerflächen zeigte sich, dass die im Gebiet vorkommenden Pioniermoose („shuttle“-Arten, „colonists“) vor allem kleinflächige, fleckenförmig verteilte Offenflächen an Tierbauten im Bereich der Böschungen besiedeln. Diese Offenflächen werden meistens rasch von Blütenpflanzen überwachsen, entstehen aber immer wieder an der gleichen Stelle oder in der unmittelbaren Nachbarschaft. An diesen Standorttyp sind vor allem die kurzlebigen „shuttle“-Arten angepasst, die bei der Besiedlung der offenen Lössflächen eine wichtige Rolle spielen. „Colonists“ sind kennzeichnend für kurzlebige, aber „unberechenbare“ Standorte, wobei sich die Entstehung neuer Wuchsorte weder räumlich noch zeitlich voraussagen lässt (DURING 1979, 1992, LONGTON & SCHUSTER 1983, LONGTON 1997). An Trockenstandorten sind kurzlebige „shuttle“-Arten neben „colonists“ generell weit verbreitet (z.B. DURING 1981, SCOTT 1982, LONGTON 1988, FREY & KÜRSCHNER 1991a, 1991b, 1995). Allgemein ist es charakteristisch für viele Moose, dass die Populationen fleckenförmig verteilt sind, wobei die meisten Wuchsorte nur eine begrenzte Zeit besiedelt werden können (HERBEN 1994, SÖDERSTRÖM 1994, SÖDERSTRÖM & HERBEN 1997). Die den den Lössböschungen ständig neu entstehenden Offenflächen und die häufigen Substratumlagerungen führen zu einer hohen Artendiversität auf kleinen Flächen. Bei Daueruntersuchungen zur Besiedlung stark geneigter Böschungen in den Niederlanden kam es ständig zu kleinen Störungen der Substratoberfläche, wodurch verhindert wurde, dass dominante Moosarten kleine Pioniermoose völlig überwachsen; daher blieb die Artendiversität ± konstant (VAN TOOREN & DURING 1988). In Dauerflächen an exponierten, offenen Standorten in Spanien hatten Störungen durch Schafe und Menschen einen starken Einfluss auf das räumliche Verteilungsmuster der Arten (DURING & LLORET 1996).

4.2 Diasporenbank

Untersuchungen an unterschiedlichen Standorten haben gezeigt, dass bei Erdmoosgesellschaften häufig Diasporenbänke vorkommen.

Sie bestehen aus Sporen, Rhizoidgemmen oder anderen Brutkörpern und aus Rhizoiden oder vegetativen Fragmenten, die im Boden oft in größeren Mengen lagern. Allgemein wurden „perennial stayers“ (etwa pleurokarpe Moose), die an den untersuchten Wuchsorten häufig dominieren, in der Diasporenbank nur selten nachgewiesen. Die Diasporenbänke bestehen vor allem aus kurzlebigen Pioniermoosen, die an diesen Stellen nur zeitweise nach Störungen wachsen („colonists“, „annual shuttle“- und „short-lived shuttle“-Arten). Dabei überleben die meisten Arten im Boden in Form vegetativer Diasporen, aber es wird angenommen, dass die „shuttle“-Arten als Sporen überdauern. Vermutlich besitzen die Diasporen im Boden eine lange Lebensdauer. Sie warten, bis durch Störungen neue Wuchsbedingungen geschaffen werden, was meist zu einer raschen Aktivierung der Diasporenbank führt (DURING 1997 2001).

Wahrscheinlich bilden die „shuttle“-Arten und die „colonists“ in den oberen Substratschichten der untersuchten Böschungen eine große und ausdauernde Diasporenbank. Wenn durch Grabungsaktivitäten von Kleinsäugetern oder durch Substratumlagerungen neue Offenflächen entstehen, können die Diasporen an die Oberfläche transportiert werden und keimen. Fast alle „shuttle“-Arten und „colonists“, die in den offenen Lössflächen vorkamen, wurden bei Untersuchungen der Diasporenbänke in niederländischen Trockenrasen (DURING & TER HORST 1983), an offenen, exponierten Stellen in Spanien (DURING et al. 1987) und an offenen Standorten in Südfrankreich (Garrigue, Rasengesellschaften, HÉBRARD 2001) häufig nachgewiesen, während die „perennial stayers“ im Boden meistens nur vereinzelt vertreten waren. Dabei liegen von den folgenden Arten Nachweise vor (Angabe der Literaturquelle in Klammern, a: DURING & TER HORST 1983, b: DURING et al. 1987, c: HÉBRARD 2001): „shuttle“-Arten: *Acaulon triquetrum* (b), *Phascum curvicolle* (b), *Pottia lanceolata* (a, b), *Pterygoneurum ovatum* (b), *Weissia longifolia* (a, b); „colonists“ s.l.: *Aloina ambigua* (b), *Barbula convoluta* (a, b), *Didymodon fallax* (a, b, c), *Pseudocrossidium hornsuschianum* (b, c), *Barbula unguiculata* (a, b, c), *Bryum argenteum* (b), *B. bicolor* (b), *B. caespiticium* (a, b), *B. radiculosum* (a, b, c), *B. ruderale* (b, c), *Dicranella howei* (b, c); „perennial stayers“: *Eurhynchium hians* (a), *Plagiomnium affine* (a), *Rhynchostegium megapolitanum* (c), *Scleropodium purum* (a, b).

4.3 Sporophyten

Generell besteht ein deutlicher Zusammenhang zwischen Sporophytenhäufigkeit, Geschlechtsverteilung und Lebensstrategie. Je geringer die Lebenserwartung des Gametophyten, desto größer ist der Aufwand für die sexuelle Reproduktion (DURING 1979, LONGTON 1990, 1997). Sporophyten wurden im Gebiet nur bei den kurzlebigen „shuttle“-Arten festgestellt, die alle monözisch sind. Dabei ist der Aufwand für die sexuelle Reproduktion bei der „annual shuttle“-Art *Acaulon triquetrum*, wo nahezu 100 % der untersuchten Pflanzen Sporenkapseln entwickeln, höher als bei den „short-lived shuttle“-Arten. In dieser Gruppe überrascht vor allem die Häufigkeit der *Phascum cuspidatum*- und *P. curvicolle*-Pflanzen ohne Sporophyten, ebenso die Seltenheit von Sporenkapseln bei *Pottia lanceolata*. Die in den Offenflächen vorkommenden „colonists“ haben während der Untersuchungen keine Sporophyten entwickelt, wobei alle Vertreter mit Ausnahme der polyözischen Art *Fissidens bambergeri* diözisch sind. Bei den langlebigen „perennial stayers“ fanden sich im Gebiet ebenfalls keine Sporophyten, obwohl zu dieser Gruppe neben diözischen auch monözische Arten gehören (*Rhynchostegium megapolitanum*, *Amblystegium serpens*).

Es ist nicht bekannt, worauf die Seltenheit der Sporophyten bei den einzelnen Arten beruht. Die folgenden Ursachen kommen in Frage (LONGTON 1990, 1997): 1. Räumliche Trennung der männlichen und weiblichen Pflanzen bei diözischen Moosen. Bei Arten, die auf Erde wachsen und die keine scheibenförmigen Perigonien („splash cups“) aufweisen, finden die Befruchtungen normalerweise in einem Umkreis von maximal 10 cm statt, weil die Spermatozoiden nur wenige Zentimeter überwinden können. 2. Seltenheit der Gametangien. Bei diözischen Arten sind beispielsweise Pflanzen mit Antheridien oft seltener als Pflanzen mit Archegonien. Vorkommen und Häufigkeit der Gametangien wird allgemein stark von den Umweltbedingungen beeinflusst. 3. Abort von Gametangien oder Sporophyten, fehlende Befruchtung (etwa aufgrund des Wassermangels an Trockenstandorten). Dabei spielen Umwelteinflüsse ebenfalls eine wichtige Rolle.

Moosarten mit kurzlebigen Gametophyten werden durch ein niedriges Alter der Pflanzen bei der ersten sexuellen Reproduktion gekennzeichnet (DURING 1979, LONGTON 1997). Nach DURING (1979, 1992) ist diese Periode bei „annual shuttle“-Arten kürzer (normalerweise < 1 Jahr) als bei „short-lived shuttle“-Arten (ca. 2–3 Jahre).

Allerdings sind detaillierte Erhebungen zu dieser Fragestellung bisher selten. Im Untersuchungsgebiet entwickelten sich bei allen „short-lived shuttle“-Arten mit Ausnahme von *Weissia longifolia* und bei der „annual shuttle“-Art *Acaulon triquetrum* bereits im ersten Winterhalbjahr nach Entstehung der Flächen reife Sporophyten.

4.4 Innovationssprosse, annuelle Moose

Die Vertreter der Gattungen *Acaulon*, *Phascum*, *Pottia* und *Pterygoneurum* werden oft zu den annuellen (einjährigen) Moosen gerechnet, obwohl der Lebenszyklus dieser kurzlebigen Arten bisher wenig untersucht wurde. Bei annuellen Moosarten nimmt der Lebenszyklus normalerweise ein Jahr ein, wobei eine Ruhephase auftritt, in der nur die Sporen leben (DURING 1979). *Phascum cuspidatum*, *P. curvicolle*, *Pottia lanceolata*, *Pterygoneurum subsessile*, *P. ovatum* und *Weissia longifolia* entwickeln in den Untersuchungsflächen jedoch Innovationssprosse und können daher nicht als annuell bezeichnet werden.

Bereits MEUSEL (1935) hat beobachtet, dass bei kurzlebigen Arten der Gattungen *Phascum* und *Pottia* Innovationssprosse vorkommen und daraus gefolgert, dass diese Moose nicht zu den einjährigen Arten gehören. In Untersuchungsflächen in England entwickeln sich die jungen Gametophyten von *Phascum cuspidatum* im Herbst, später erscheinen Sporophyten und die Gametophyten werden bereits im folgenden Frühjahr braun, bilden aber häufig Innovationssprosse, bevor die Sporen im Sommer entlassen werden (ROADS & LONGTON 2003). Dabei waren 76 % der jungen, im Frühherbst gesammelten Sprosse mit älteren, aus dem letzten Winter stammenden Sprossen verbunden (der Ursprung der restlichen Jungpflanzen ist unbekannt). *Crossidium crassinerve* ist ebenfalls kein annuelles Moos, weil die Sprosse in einer Beobachtungsfläche in Nevada (USA) Innovationen gebildet haben (STARK & DELGADILLO 2003). Diese Innovationssprosse entwickeln Rhizoide und lassen sich leicht ablösen. Das nach der Länge und Biomasse des letzten Wachstumsintervalls berechnete Alter der einzelnen *Crossidium crassinerve*-Pflanzen schwankt hier zwischen 3 und 70 Jahren.

Acaulon triquetrum ist im Gebiet die einzige Moosart mit sexueller Reproduktion, bei der keine Innovationssprosse festgestellt wurden. Bei dieser Art sterben die Pflanzen in den untersuchten Flächen alljährlich im Winter ab, ihre Lebensdauer umfasst selten mehr als wenige

Monate. In den oberen Substratschichten verlaufen jedoch kräftige Rhizoidfäden, die nach dem Absterben der Sprosse überdauern und später erneut Knospen bilden können, aus denen sich Sprosse entwickeln. Häufig werden die offenen Lössflächen von zwei aufeinander folgenden *A. triquetrum*-Generationen besiedelt, wobei die von den Pflanzen der ersten Generation erzeugten Sporen in dieser Zeit offenbar nicht keimen. *A. triquetrum* ist daher ebenfalls kein annuelles Moos, sondern gehört zu den pauciennnen Arten (AHRENS 2003). Bereits SCHIMPER (1850) und MEUSEL (1935) haben beobachtet, dass bei den als einjährig geltenden Arten der Gattungen *Ephemerum* und *Phascum* kräftige Rhizoide vorkommen, die nach dem Absterben der Sprosse noch lange Zeit im Boden erhalten bleiben und später erneut Protonemata, Knospen und Sprosse bilden können. Möglicherweise lassen sich ähnliche, im Substrat überdauernde Rhizoide auch bei anderen kurzlebigen Moosen nachweisen.

Danksagung

Die Untersuchungen wurden durch die Erich-Oberdorfer-Stiftung finanziell gefördert, wofür herzlich gedankt sei.

Literatur

- AHRENS, M. (2002): Verbreitung, Ökologie und Vergesellschaftung seltener Erd- und Felsmoose im Kraichgau und in Nachbargebieten. – *Carolinae*, **60**: 5-74; Karlsruhe.
- AHRENS, M. (2003): Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Acaulon triquetrum* (Bryopsida, Pottiaceae). – *Herzogia*, **16**: 239-274; Halle.
- Deutscher Wetterdienst (Hrsg.) (1953): Klima-Atlas von Baden-Württemberg. – Bad Kissingen.
- DUCKETT, J.G., GOODE, J.A. & STEAD, A.D. (1993): Studies of protonemal morphogenesis in mosses I. *Ephemerum*. – *J. Bryol.*, **17**: 397-408; Leeds.
- DUNK, K.V.D. (1994): Dauerbeobachtungen zur Sukzession und Konkurrenz von Moosen und Flechten. – *Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges.*, **55**: 541-559; Regensburg.
- DURING, H.J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – *Lindbergia*, **5**: 2-18; Copenhagen.
- DURING, H.J. (1981): Bryophyte flora and vegetation of Lanzarote, Canary Islands. – *Lindbergia*, **7**: 113-125; Copenhagen.
- DURING, H.J. (1990): The bryophytes of calcareous grasslands. – In: HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds): *Calcareous grasslands – ecology and management*. – Bluntisham (Bluntisham Books).
- 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).
- DURING, H.J. (1997): Bryophyte diaspore banks. – *Advances in Bryology*, **6**: 103-134; Berlin.
- DURING, H.J. (2001): Diaspore banks. – *Bryologist*, **104**: 92-97; Las Vegas.
- DURING, H.J. & LLORET, F. (1996): Permanent grid studies in bryophyte communities 1. Pattern and dynamics of individual species. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **79**: 1-41; Nichinan.
- DURING, H.J. & TER HORST, B. (1983): The diaspore bank of bryophytes and ferns in chalk grassland. – *Lindbergia*, **9**: 57-64; Copenhagen.
- DURING, H.J., BRUGUÉS, M., CROS, R.M. & LLORET, F. (1987): The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. – *Lindbergia*, **13**: 137-149; Copenhagen.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1991a): Lebensstrategien von terrestrischen Bryophyten in der Judäischen Wüste. – *Bot. Acta*, **104**: 172-182; Stuttgart.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1991b): Das Fossombronio-Gigaspermetum mouretii in der Judäischen Wüste. 2. Ökosoziozoologie und Lebensstrategien. – *Crypt. Bot.*, **2/3**: 73-84; Stuttgart.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. (1995): Bryosoziologische Untersuchungen in Jordanien. 3. Lebensstrategienanalyse der terrestrischen und epilithischen Moosgesellschaften. – *Fragm. Flor. Geobot.*, **40**: 491-511; Kraków.
- HANCOCK, J.A. & BRASSARD, G.R. (1974): Phenology, sporophyte production, and life history of *Buxbaumia aphylla* in Newfoundland, Canada. – *Bryologist*, **77**: 501-513; Ann Arbor.
- HÉBRARD, J.-P. (2001): La banque édaphique de diaspores de bryophytes de l'écosystème du chêne vert au bois d'Astros (commune de Vidauban, Var, France). – *Nova Hedwigia*, **73**: 323-337; Stuttgart.
- HEDDERSON, T.A. & LONGTON, R.E. (1995): Patterns of life history variation in the Funariales, Polytrichales and Pottiales. – *J. Bryol.*, **18**: 639-675; Leeds.
- HERBEN, T. (1994): The role of reproduction for persistence of bryophyte populations in transient and stable habitats. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **76**: 115-126; Nichinan.
- JOENJE, W. & DURING, H. J. (1977): Colonisation of a desalinating Wadden-polder by bryophytes. – *Vegetatio*, **35**: 177-185; The Hague.
- KIMMEL, U. (1962): Entwicklung einiger Moose und Flechten auf Dauer-Untersuchungsflächen. – *Ber. Oberhess. Ges. Natur- u. Heilkunde Gießen, Naturwiss. Abt.*, **32**: 151-160.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.*, **34**: 1-519; Bonn-Bad Godesberg.
- LLORET, F. (1991): Population dynamics of the coprophilous moss *Tayloria tenuis* in a Pyrenean forest. – *Holarct. Ecol.*, **14**: 1-8; Copenhagen.
- LONGTON, R.E. (1988): Life-history strategies among bryophytes of arid regions. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **64**: 15-28; Nichinan.
- 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. (1992): The role of bryophytes and lichens in terrestrial ecosystems. – In: BATES, J.W. & FARMER, A.M. (eds): *Bryophytes and lichens in a changing environment*. – XII + 404 S.; Oxford (Oxford University Press).
- LONGTON, R.E. (1997): Reproductive biology and life-history strategies. – *Advances in Bryology*, **6**: 65-101; Berlin.
- LONGTON, R.E. & SCHUSTER, R.M. (1983): Reproductive biology. – In: SCHUSTER, R.M. (ed): *New manual of bryology*. Vol. 1. – V + 626 S.; Nichinan (Hattori Bot. Lab.).
- MEUSEL, H. (1935): Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. – *Nova Acta Leopoldina*, **N.F. 3**: 123-277; Halle.
- MILES, C.J. & LONGTON, R.E. (1987): Life history of the moss, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. – *Symposia Biologica Hungarica*, **35**: 193-207; Budapest.
- OBBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. – 8. Aufl., 1051 S.; Stuttgart (E. Ulmer).
- ROADS, E. & LONGTON, R.E. (2003): Reproductive biology and population studies in two annual shuttle mosses. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **93**: 305-318; Nichinan.
- SCHIMPER, W.P. (1850): Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. – *Mém. Soc. Mus. Hist. Nat. Strasbourg*, **4**: 1-67
- SCHLENKER, G. & MÜLLER, S. (1973): Erläuterungen zur Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg I. Teil (Wuchsgebiete Neckarland und Schwäbische Alb). – *Mitt. Ver. forstl. Standortkunde u. Forstpflanzenzücht.*, **23**: 3-66; Stuttgart.
- SCOTT, G.A.M. (1982): Desert bryophytes. – In: SMITH, A.J.E. (ed): *Bryophyte ecology*. – X + 511 S.; London (Chapman and Hall).
- SÖDERSTRÖM, L. (1994): Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **76**: 97-103; Nichinan.
- SÖDERSTRÖM, L. & HERBEN, T. (1997): Dynamics of bryophyte metapopulations. – *Advances in Bryology*, **6**: 205-240; Berlin.
- STARK, L.R. & DELGADILLO, C. (2003): Is *Crossidium crassinerve* (Pottiaceae) an annual moss? Observations on vegetative allocation and viability from Mojave Desert populations. – *Lindbergia*, **28**: 3-13; Lund.
- VAN TOOREN, B.F. & DURING, H.J. (1988): Early succession of bryophyte communities on Dutch forest earth banks. – *Lindbergia*, **14**: 40-46; Copenhagen.