

Epiphyllle Moose im Nordschwarzwald (Südwestdeutschland)

MATTHIAS AHRENS

Kurzfassung

In einer tief eingeschnittenen Bachklinge am nordwestlichen Rand des Nordschwarzwalds nordöstlich Bad Herrenalb südlich Karlsruhe (Baden-Württemberg) wurde ein Vorkommen epiphyller Moose entdeckt. Der Fundort liegt an einer dauernd luftfeuchten, geschützten Stelle im Bereich von Weißtannen-Fichten-Buchenwäldern. An der Fundstelle wachsen die Lebermoose *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria temperata*, *Metzgeria furcata*, *Lophocolea bidentata* und die Laubmoose *Hypnum andoi* und *Dicranoweisia cirrata* auf lebenden Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* und auf den wintergrünen Blättern verschiedener Angiospermen und Farne (krautige Pflanzen, Sträucher; Schwerpunkt auf *Rubus*-Blättern). Am häufigsten sind *Metz. temperata* und *Micr. ulicina*, die an einigen *Abies alba*-Zweigen fast alle Nadeln besiedeln. Auf älteren *Rubus*-Blättern wurden maximal 199 Pflanzen von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* pro Teilblatt gezählt. Aus Mitteleuropa lagen bisher kaum Beobachtungen epiphyller Moose vor. Es wird diskutiert, ob die neuen Funde mit den gegenwärtigen Klimaänderungen zusammenhängen, besonders mit dem Anstieg der Lufttemperatur in den Wintermonaten (Seltenheit von Frostperioden). Der zeitliche Ablauf der Besiedlung der Nadeln und jungen Zweige von *Abies alba* wurde ermittelt, indem die Moosvegetation auf 113 Jahrestrieben, die sich in den Jahren 2000–2007 gebildet haben, untersucht wurde. Bereits im 4. Jahr wachsen *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* auf fast allen Nadeln der Jahrestriebe. Später können *H. andoi*-Sprosse von der Borke der Zweige auf die Nadeln wachsen, und ab dem 8. Jahr führen größere Nadelverluste zu einem raschen Rückgang der epiphyllen Moose. Im 4. Jahr bedeckt *Metz. temperata* auf der Borke der meisten Triebe schon Flächenanteile über 50 %, während *Micr. ulicina* häufig über 10 % einnimmt. Auf der Borke älterer Triebe (ab dem 6. Jahr) können größere *H. andoi*-Bestände vorkommen. *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* bilden an der Fundstelle häufig spezialisierte asexuelle Diasporen (thalloide Brutkörper, Cladien), die unter konstant feuchten Bedingungen eine rasche Besiedlung kurzlebiger Substrate erlauben. Die epiphyllen Moose wachsen auf den Blättern von Angiospermen und Farnen ungleichmäßig verteilt, weil ihre Diasporen vom abfließenden Niederschlagswasser verfrachtet werden und sich an Stellen mit Haaren oder Spreuschuppen sammeln.

Summary

Epiphyllous bryophytes in the Northern Black Forest (Southwest Germany)

Epiphyllous bryophytes are reported from one location on the northwestern fringe of the Northern Black Forest

south of Karlsruhe (Baden-Württemberg, Southwest Germany). The site is located along a steep stream in a deep, sheltered ravine in forests composed of *Abies alba*, *Picea abies* and *Fagus sylvatica* and is characterized by a constantly humid microclimate. At this locality the liverworts *Microlejeunea ulicina*, *Metzgeria temperata*, *Metzgeria furcata*, *Lophocolea bidentata* and the mosses *Hypnum andoi* and *Dicranoweisia cirrata* are growing on living needles of *Abies alba* and *Picea abies* and on overwintering or evergreen leaves of various angiosperm species and ferns (herbaceous plants and shrubs; chiefly on the leaves of *Rubus* section *Rubus*). *Metzgeria temperata* and *Microlejeunea ulicina* are the most prevalent epiphyllous bryophytes, and on some branches of *Abies alba*, these two species had colonized almost every needle. On older leaves of *Rubus* the number of individuals (young plants of *Metz. temperata* and *Micr. ulicina*) can reach as many as 199 per leaflet. Previous reports of epiphyllous bryophytes in Central Europe are almost lacking. It is discussed if the new discoveries are linked to recent climate change, particularly to the increase in winter temperature (rarity of frost periods). The colonization of the needles and young branches of *Abies alba* was studied by analysing the bryophyte vegetation on 113 annual growth increments formed in the years 2000–2007. The establishment of the epiphyllous liverworts is very rapid and in the fourth year *Metz. temperata* and *Micr. ulicina* are growing on almost every needle of the annual shoots. Later *H. andoi* which grows on bark of the twigs may spread on to needles. During the eighth year (and on older branch segments) a substantial loss of the needles was observed, leading to a rapid decline of the epiphyllous bryophytes. In the fourth year *Metz. temperata* covers more than 50 % of the bark of most annual shoots, and the cover of *Micr. ulicina* often exceeds 10 %. On the bark of older shoots (during the sixth year and later) *H. andoi* may form extensive colonies. At the study site *Metz. temperata* and *Micr. ulicina* frequently produce specialized asexual diaspores (thalloid gemmae, cladia), which facilitate the quick colonization of short-lived substrates under constantly moist conditions. The epiphyllous bryophytes are unevenly distributed on the leaves of angiosperm species and ferns, because their diaspores are transported by rain water running down the leaves and accumulate in leaf areas with hairs or scales.

Autor

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

1. Einleitung

Epiphyll Moose, die auf lebenden Blättern von Blütenpflanzen und Farnen wachsen, sind ein charakteristischer Bestandteil der tropischen Regenwälder (PÓCS 1982a, RICHARDS 1984). Vorkommen außerhalb der Tropen sind selten und besonders von den atlantischen Inseln bekannt (Azoren: SJÖGREN 1978, 1997; Madeira: SJÖGREN 1975; Kanarische Inseln: BOECKER, FISCHER & LOBIN 1993, ZIPPEL 1998). Weitere Nachweise stammen zum Beispiel aus dem Südosten der USA (SCHUSTER 1959, ELLIS 1971, GUERKE 1973, DAVISON 1997, DIAMOND, WOODS & RUNDELL 1999), aus British Columbia an der kanadischen Pazifikküste (VITT, OSTAFICHUK & BRODO 1973) und aus China (ZHU & SO 2001).

Die epiphyllen Moose können sich nur auf den langlebigen Blättern von immergrünen Gehölzen, Farnen oder krautigen Pflanzen entwickeln. Am häufigsten werden die Blätter von kleinen, konkurrenzschwachen Lebermoosen besiedelt, wobei die meisten Arten der Familie Lejeuneaceae angehören. Weil die Blattoberflächen leicht austrocknen, sind die epiphyllen Moose auf Stellen mit einer konstant hohen Luftfeuchtigkeit beschränkt. Die Vorkommen liegen daher häufig in besonders feuchten Waldgebieten, im Bereich tief eingeschnittener Schluchten oder an Bachrändern. Dabei wachsen die epiphyllen Arten meistens nur in der bodennahen Schicht der Wälder, wo die Luftfeuchtigkeit am höchsten ist und austrocknende Winde abgehalten werden; nur an den feuchtesten Stellen können sie bis in den Kronenraum reichen. Bevorzugt werden niederschlagsreiche, wärmebegünstigte Regionen ohne große Temperaturschwankungen (RICHARDS 1984, 1988, PÓCS 1982a, PÓCS & TÓTHMÉRÉSZ 1997, GRADSTEIN 1992, 1997).

In Europa sind epiphyll Moose sehr selten. Fast alle Vorkommen liegen in der Nähe der Atlantikküste in Gebieten mit ausgeprägt ozeanischen Klimaverhältnissen (z.B. v. D. DUNK 1978, PORLEY 1996, PORLEY & HODGETTS 2005). Außerdem sind einige Fundstellen in der Küstenregion des Schwarzen Meeres am Fuß des Kaukasus bekannt (PÓCS 1982b). Ein weiteres Vorkommen wurde aus der südlichen Steiermark in Österreich beschrieben (POELT & VÉZDA 1992). Damit liegen bisher aus Mitteleuropa kaum Beobachtungen vor. Die Entdeckung epiphyller Moose im Schwarzwald ist daher unerwartet und wirft die Frage auf, ob diese Funde mit den gegenwärtigen Klimaänderungen zusammenhängen, vor

allem mit dem Anstieg der Lufttemperatur in den Wintermonaten.

Lebende Blätter von Gefäßpflanzen und Zweige von Gehölzen sind kurzlebige Substrate, daher müssen sich die epiphyllen Moose rasch etablieren und weiterentwickeln (RICHARDS 1984, 1988, SCHUSTER 1988). Untersuchungen zum Verlauf der Besiedlung junger Blätter sind selten und liegen bisher nur aus den Tropen vor. Sie zeigen, dass die Blattoberflächen in tropischen Regenwäldern schon innerhalb weniger Monate besiedelt werden können (WINKLER 1967, COLEY, KURSAR & MACHADO 1993). Außerhalb der Tropen dauert die Entwicklung der epiphyllen Moosvegetation vermutlich etwas länger (z.B. v. D. DUNK 1978, SJÖGREN 1975, 1978, DAVISON 1997). Über die Sukzession der epiphytischen Moose auf jungen Zweigen ist ebenfalls noch wenig bekannt. An feuchten Stellen kann die Borke neu gebildeter Äste sehr schnell von einigen Pionierarten besiedelt werden, später können pleurokarpe Moose dominieren (STONE 1989). Weil die besiedelbare Fläche auf den dünnen Zweigen klein ist, hat die Konkurrenz um Raum (RYDIN 1997) wahrscheinlich einen prägenden Einfluss auf die epiphytische Moosvegetation.

In dieser Arbeit soll der zeitliche Ablauf der Besiedlung von Blättern und jungen Zweigen untersucht werden. Außerdem wird die Frage behandelt, wie sich die Moosarten auf diesen kurzlebigen Substraten etablieren können. In den Tropen bilden epiphyll Lebermoose häufig spezialisierte Diasporen, die leicht über kurze und mittlere Distanzen verfrachtet werden und sich unter konstant feuchten Bedingungen sehr schnell weiterentwickeln können (THIERS 1988, SCHUSTER 1988).

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. Die Fundstelle

Das im Oktober 2007 entdeckte Vorkommen epiphyller Moose liegt östlich der Ortschaft Schielberg bei einer Meereshöhe von etwa 325–330 m im Tal des Bachs „Brach Siegen“, einem größeren Seitenbach des Maisenbachs, der in die Alb mündet (TK 25 7116 SE). Der Fundort befindet sich am Nordwestrand des Nordschwarzwalds im Bereich der Schwarzwald-Randplatten. Der

geologische Untergrund besteht aus den Schichten des Mittleren Buntsandsteins, der an den steilen, mit periglazialen Blockschutt bedeckten Talhängen freiliegt. Die angrenzenden Hochflächen werden dagegen vom Oberen Buntsandstein gebildet. Auf dieser Hochfläche liegen die Quellen des Bachs.

Das Fundgebiet ist wärmebegünstigt und wird durch ein ozeanisch geprägtes, niederschlagsreiches Klima gekennzeichnet. In Schielberg, das etwa 0,5 km (Luftlinie) entfernt auf der Hochfläche bei 417 m Meereshöhe liegt, beträgt die mittlere Jahresniederschlagssumme 1155 mm (SCHLENKER & MÜLLER 1978, Beobachtungszeitraum 1931–1960). In Bad Herrenalb (Entfernung rund 5 km, Lage im Albtal bei einer Meereshöhe von 351 m) wurden nach MÜLLER-WESTERMEIER (1990) die folgenden Wetterdaten gemessen (Beobachtungszeitraum 1951–1980): Jahresmittel der Lufttemperatur 7,9 °C; mittlere Januar-temperatur –0,2 °C; mittlere Julitemperatur 16,3 °C; mittlere Zahl der Frosttage (Tiefstwert der Temperatur unter 0 °C) pro Jahr: 101; mittlere Jahresniederschlagssumme 1379 mm; mittlere Zahl der Tage pro Jahr mit mindestens 1 mm Niederschlag: 151. Die epiphyllen Moose wachsen in einer tief eingeschnittenen Bachklinge, die an den steilen, nordostexponierten, bewaldeten Hängen des Maisenbach-Tals liegt. Im Bereich der Klinge stocken alte Weißtannen-Fichten-Bestände, die einzelne ältere Bäume von *Fagus sylvatica* enthalten. In dieser Waldfläche ist die Naturverjüngung von *Abies alba* und *Picea abies* besonders stark ausgeprägt, wobei die jungen Nadelbäume dichte, fast undurchdringliche Bestände bilden. Der Fundort liegt in der Randzone des natürlichen Verbreitungsgebiets der Weißtanne im Schwarzwald. Die Vorkommen epiphyller Moose sind auf den unteren Abschnitt der Klinge beschränkt, der am tiefsten eingeschnitten ist. Dabei sind die Bereiche mit epiphyllen Moosen aufgelichtet, aber kaum der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt, und gleichzeitig sehr luftfeucht. Aufgrund der Lage in der tiefen Klinge und durch die umgebende, dichte, immergrüne Vegetation ist die Fundstelle während des ganzen Jahres vor austrocknenden Winden und starken Frösten geschützt. Die Wuchsorte liegen im unteren Teil und am Grund der steilen Hänge oder unmittelbar am Bachrand. Hangaufwärts (in höher gelegenen Bereichen der Hänge) und an Stellen mit flacheren Hängen fehlen die epiphyllen Moose wegen der geringeren Luftfeuchtigkeit. Der Bach kann in Trockenperioden austrocknen.

In der Klinge kommen einige bemerkenswerte Moosarten vor, etwa *Cryphaea heteromalla* und *Neckera crispa* auf Borke an älteren *Fagus sylvatica*-Stämmen. An Buntsandstein-Blöcken wachsen mehrfach *Sematophyllum demissum*, *Harpanthus scutatus*, *Jungermannia leiantha* und *Bazzania flaccida*. *Trichocolea tomentella* bildet am Bachrand größere Bestände.

3. Epiphyll Moose an Nadelbäumen

An einigen Stellen der Klinge wurden epiphyll Moose auf lebenden Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* beobachtet (Tabelle 1), wobei *Metzgeria temperata* die häufigste Art ist. Außerdem wurden an vielen Nadelbäumen epiphyll Vorkommen von *Microlejeunea ulicina* festgestellt. Die beiden Lebermoose wachsen an der Fundstelle häufig im engeren Sinn epiphyll. Das bedeutet, ihre Diasporen können sich auf der Oberfläche der lebenden Nadeln etablieren und voll ausgebildete Pflanzen entwickeln. Diese Vorkommen sind aber weitgehend auf Bereiche der Klinge beschränkt, in denen die Luftfeuchtigkeit am höchsten ist. Hemiepiphyll Bestände (Pócs 1982b), wo sich die Moosspore auf der Borke der Zweige entwickeln und von dort auf die Nadeln wachsen, sind weiter verbreitet und häufiger. Auf den lebenden Nadeln von Weißtannen wurden auch sehr selten kleine Bestände von *Metzgeria furcata* beobachtet, wobei die Art hier sowohl epiphyll im engeren Sinn als auch hemiepiphyll wächst.

Die epiphyllen Lebermoose bedecken auf den Nadeloberseiten nicht selten größere Flächenanteile und wachsen häufig bis in die Spitzenregion der Nadeln. Auf den Unterseiten der im Querschnitt flachen, relativ breiten Nadeln von *Abies alba* kommen nur einzelne Pflanzen vor. Dagegen wachsen an den im Querschnitt ± vierkantigen, schmalen Nadeln von *Picea abies* häufig auf der Ober- und Unterseite *Microlejeunea ulicina*-Sprosse. An der luftfeuchtesten Stelle der Klinge sind an einigen Zweigen von *Abies alba* nahezu alle Nadeln mit epiphyllen Lebermoosen bewachsen.

An älteren Zweigabschnitten von *Picea abies* und *Abies alba* kommen oft *Hypnum andoi*-Bestände vor, wobei die Sprosse dieser Art häufig von der Borke der Äste auf die Nadeln wachsen (hemiepiphyll Bestände). Die Pflanzen sind manchmal mit Rhizoiden auf der Nadeloberfläche festgeheftet, liegen aber meist nur locker auf

Tabelle 1. Vorkommen epiphyller Moose auf lebenden Blättern verschiedener Phorophyten an der Fundstelle bei Schielberg im Nordschwarzwald.

| | <i>Abies alba</i> | <i>Picea abies</i> | Rubus Sektion Rubus | <i>Oxalis acetosella</i> | <i>Cardamine pratensis</i> | <i>Luzula sylvatica</i> | <i>Festuca altissima</i> | <i>Vaccinium myrtillus</i> | <i>Lamium galeobdolon</i> ssp. <i>montanum</i> | <i>Deschampsia cespitosa</i> | <i>Blechnum spicant</i> | <i>Dryopteris dilatata</i> | <i>Dryopteris affinis</i> |
|--|-------------------|--------------------|---------------------|--------------------------|----------------------------|-------------------------|--------------------------|----------------------------|---|------------------------------|-------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Lebermoose | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Metzgeria temperata</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | . | X | X | X |
| <i>Microlejeunea ulicina</i> | X | X | X | X | X | X | X | X | X | . | X | X | X |
| <i>Lophocolea bidentata</i> ¹ | X | X | X | X | X | X | X | X | . | X | X | . | . |
| <i>Metzgeria furcata</i> | X | . | X | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| Laubmoose | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hypnum andoi</i> | X | X | X | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |
| <i>Dicranoweisia cirrata</i> | . | . | X | . | . | . | . | . | . | . | . | . | . |

¹ An der Fundstelle wurden nur sterile Pflanzen und Pflanzen mit weiblichen Gametangienständen nachgewiesen, sie sind wohl diözisch und gehören damit zu *Lophocolea bidentata* var. *rivularis*.

den Nadeln, wobei teilweise mehrere benachbarte Nadeln überwachsen werden. Echte epiphyllle Vorkommen von *H. andoi* wurden im Gebiet auf Nadelbäumen nicht beobachtet. Außerdem wurde vereinzelt *Lophocolea bidentata* auf lebenden Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* festgestellt, wobei die Sprosse teilweise über mehrere benachbarte Nadeln wachsen. Die Pflanzen sind dabei mit zahlreichen Rhizoiden fest auf den Nadeloberflächen angeheftet.

Die epiphyllen Vorkommen wurden nur an jungen Weißtannen und Fichten beobachtet. Die Höhe dieser Bäume liegt zwischen 0,2 und 16 m. Ihre Stämme tragen bis in den unteren Teil oder bis zum Grund Äste, die bogig nach unten hängen. Dabei sind die epiphyllen Moose weitgehend auf diese unteren Zweige beschränkt und werden mit zunehmender Höhe rasch seltener, wurden aber an der luftfeuchtesten Stelle der Klinge noch in einer Höhe von etwa 2,5 m über dem Grund beobachtet. Diese Zonierung lässt sich darauf zurückführen, dass die Luftfeuchtigkeit in Bodennähe am höchsten ist und nach oben hin schnell abnimmt. An älteren Bäumen fehlen epiphyllle Moose, weil im unteren Bereich dieser Stämme keine Äste mehr vorkommen. An den Hängen sind die dem Bach zugewandten Äste wegen der höheren Luftfeuchtigkeit stärker

mit epiphyllen Moosen bewachsen als die vom Bach abgewandten Zweige, und die Vorkommen reichen hier in größere Höhen über dem Grund. Teilweise hängen die bewachsenen Äste über das Bachbett.

Die größten Bestände epiphyller Moose an Nadelbäumen liegen im Bereich einer kleinflächigen Blockhalde, die sich am Grund der steil nordwestexponierten Hänge der Klinge befindet. Diese Blockhalde ist mit jungen Fichten und Weißtannen bewachsen, die meist auf Buntsandstein-Blöcken stocken. Die Bäume mit den größten epiphyllen Vorkommen wachsen hier auf einer Fläche von wenigen Quadratmetern an der steilsten Stelle am Grund der Blockhalde. In diesem Bereich der Klinge ist die Luftfeuchtigkeit wahrscheinlich am höchsten. Außerhalb dieser Blockhalde wurden fast ausschließlich kleine Vorkommen auf den Nadeln junger Bäume beobachtet, die in der Nähe des Bachs oder unmittelbar am Bachrand wachsen. Insgesamt kommen im Bereich der Klinge über 60 Bäume mit epiphyllen Moosen vor.

In der Klinge sind junge Fichten deutlich häufiger als junge Weißtannen. Die jungen Tannen sind aber stärker mit Moosen bewachsen als die jungen Fichten. An *Abies alba* wurden häufiger epiphyllle Moose beobachtet als an *Picea abi-*

es und die Vorkommen sind größer. *Metzgeria temperata* ist an beiden Baumarten viel häufiger als *Microlejeunea ulicina*. Epiphyllie Vorkommen von *Micr. ulicina* wurden an Fichten deutlich seltener als an Tannen festgestellt. Bei einer Untersuchung der Bäume mit epiphyllen Moosen zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen Weißtannen und Fichten. An Tannen wurden vor allem größere epiphyllie Bestände beobachtet, in denen *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* gemeinsam an einem Baum wachsen. Daneben finden sich öfters Tannen mit kleineren epiphyllen *Metz. temperata*-Vorkommen, wobei *Micr. ulicina* auf den Nadeln dieser Bäume fehlt. An Fichten sind größere epiphyllie Bestände dagegen selten. Am häufigsten wurden hier Bäume ohne *Micr. ulicina* beobachtet, an denen sich nur kleine epiphyllie *Metz. temperata*-Vorkommen fanden. Daneben kommen öfters Fichten mit kleineren epiphyllen Beständen vor, in denen *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* gemeinsam an einem Baum nachgewiesen wurden. Nur selten wurden Bäume beobachtet, an denen ausschließlich *Micr. ulicina* auf Nadeln wächst (einzelne Fichten, keine Tannen).

Auf Borke an den jüngeren Abschnitten der unteren Zweige von jungen Weißtannen und Fichten wachsen *Metzgeria temperata*-Bestände, die häufig *Microlejeunea ulicina* enthalten. Ältere Abschnitte der Zweige werden oft von dichten, artenarmen *Hypnum andoi*-Rasen besiedelt. Allerdings finden sich hier nicht selten auch größere lückige Stellen, an denen *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* wachsen können. *H. andoi* bildet sehr häufig lange, dünne, von den Zweigen herabhängende Triebe (Hängesprosse), die an älteren, lebenden oder abgestorbenen Ästen eine Länge von maximal 25 cm erreichen können. Teilweise wachsen die Sprosse von *H. andoi* auf angrenzende, benachbarte Zweige. Dadurch haben sich zum Teil geschlossene Moosrasen gebildet, die mehrere Nachbarzweige überdecken. Vereinzelt kommen auch bei *Metz. temperata* ähnliche, kleine Rasen zwischen benachbarten Zweigen vor. *Isothecium myosuroides* entwickelt ebenfalls lange Hängesprosse, die von den dünnen Zweigen herabhängen, wurde aber an *Abies alba* und *Picea abies* nur vereinzelt beobachtet. Außerdem wird die Borke der Zweige von einigen weiteren Moosarten besiedelt, die nur selten nachgewiesen wurden (*Lophocolea bidentata*, *L. heterophylla*, *Metzgeria furcata*, *Radula complanata*, *Dicranoweisia cirrata*, *Dicranum montanum*, *D. scoparium*, *Hypnum cupressiforme*,

Orthotrichum cf. affine (stets ohne Sporophyten), *Plagiothecium laetum* var. *curvifolium*, *Ulota bruchii*, *U. crispa*).

Auf Borke am unteren Stamm der jungen Nadelbäume können *Hypnum andoi*-Bestände große Flächenanteile einnehmen. Sie werden in größeren Höhen über dem Grund rasch lückig. Dort, wo *H. andoi* nicht dominiert, kommen *Metzgeria temperata*-Bestände vor, in denen *Microlejeunea ulicina* häufig ist.

4. Epiphyllie Moose auf Angiospermen und Farnen

An mehreren, besonders luftfeuchten Stellen der Klinge wurden auf verschiedenen Farnen und Angiospermen (krautige Pflanzen, Sträucher) mit wintergrünen Blättern epiphyllie Moose beobachtet (Tabelle 1). Dabei ist *Metzgeria temperata* die häufigste Art, *Microlejeunea ulicina* wurde etwas seltener nachgewiesen. Die übrigen Moosarten (*Metzgeria furcata*, *Lophocolea bidentata*, *Hypnum andoi*, *Dicranoweisia cirrata*) wachsen nur vereinzelt auf lebenden Blättern. Alle Vorkommen befinden sich am Rand oder in der unmittelbaren Nähe des Bachs. Sie liegen immer in der direkten Nachbarschaft der epiphyllen Bestände auf Nadelbäumen; meist wachsen die Trägerpflanzen unter Bäumen, an denen epiphyllie Moose vorkommen. Dabei wurden fast nur junge Moosprosse beobachtet, die einzeln auf den ältesten, lebenden Blättern der Angiospermen und Farne siedeln. Damit unterscheiden sich diese Bestände von den epiphyllen Vorkommen auf *Abies alba*- und *Picea abies*-Nadeln, was sich wohl auf die geringere Lebensdauer der Angiospermenblätter und Farnwedel zurückführen lässt.

Besonders ältere, wintergrüne *Rubus*-Blätter werden an mehreren Stellen der Klinge von epiphyllen *Metz. temperata*- und *Micr. ulicina*-Beständen besiedelt. Dabei kommen auf einzelnen Blättern hohe Individuenzahlen vor. Auf fünf Teilblättern mit einer Fläche zwischen 7,4 und 28,0 cm², die im Februar 2008 im Bereich der Klinge am dichtesten mit epiphyllen Lebermoosen bewachsen waren, wurden zwischen 100 und 200 Pflanzen von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* pro Teilblatt gezählt (Tabelle 2). Auf einem Blatt fanden sich sogar mehrere junge Sprosse von *Hypnum andoi* und einige kleine Jungpflanzen von *Dicranoweisia cirrata*, die sich auf den Blattflächen entwickelt haben. Die *Hypnum andoi*-Sprosse waren dabei mit zahlreichen Rhizoiden

Tabelle 2. Anzahl der Pflanzen von *Metzgeria temperata* und *Microlejeunea ulicina* auf wintergrünen *Rubus*-Blättern. Untersucht wurden fünf Teilblätter, die an der Fundstelle im Februar 2008 am dichtesten mit epiphyllen Lebermoosen bewachsen waren (Maximalwerte).

| Teilblatt | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|------|------|------|------|------|
| Anzahl der Pflanzen pro Teilblatt | 199 | 117 | 109 | 103 | 102 |
| Fläche des Teilblatts (cm ²) | 28,0 | 13,3 | 9,2 | 7,9 | 7,4 |
| Anzahl der Pflanzen pro cm ² Blattfläche | 7,1 | 8,8 | 11,9 | 13,0 | 13,8 |

fest auf der Blattoberfläche angeheftet. *Metzgeria furcata* und *Lophocolea bidentata* wurden nur auf einzelnen *Rubus*-Blättern nachgewiesen. Die epiphyllen Moose wachsen immer auf der Oberseite der lebenden Blätter und auf den Blattstielen. Meist lässt sich eine Häufung der Pflanzen im Bereich der breiteren Blattnerve im unteren Teil der Blätter beobachten. Dicht bewachsen sind oft auch die oberen Abschnitte der Blattstiele, wo die Teilblätter ansetzen.

Diese Verteilung entsteht durch das von den Blättern abfließende Niederschlagswasser und durch die Blattbehaarung. Die *Rubus*-Blätter sind relativ weich und tragen auf der Oberseite zerstreute, längere Haare. Die breiteren Blattnerve liegen hier in rinnenartigen Vertiefungen, in denen sich das auf die Blätter fallende Niederschlagswasser sammeln und über die Blattstiele abfließen kann. Gleichzeitig sind die Oberseiten der breiteren Blattnerve und die Blattstiele dicht behaart. Die Diasporen der Moose können in diese Rinnen geschwemmt werden und sammeln sich an den Blattnerve und besonders im oberen Teil der Blattstiele, weil sie hier von der dichten Behaarung festgehalten werden. Außerdem sind diese Bereiche wohl länger feucht, wodurch sich die epiphyllen Moose besser entwickeln können.

Tabelle 2 zeigt, dass die Dichte der epiphyllen Lebermoose (Anzahl der Pflanzen pro cm² Blattfläche) mit zunehmender Größe der Blattoberfläche abnimmt. Größere Blätter fangen mehr Niederschlagswasser auf als kleine Blätter, und die abfließenden Wassermengen sind größer, wodurch vielleicht ein höherer Anteil der Diasporen durch Abschwemmung verloren geht. Gleichzeitig sind große Blätter Luftbewegungen stärker ausgesetzt als kleine, was ebenfalls zu höheren Diasporen-Verlusten führen könnte.

Auf den wintergrünen Blättern der übrigen Angiospermen (Tabelle 1) kommen epiphylle Moose wesentlich seltener als auf *Rubus*-Blättern vor. Beobachtet wurden hier stets nur wenige Pflan-

zen pro Blatt oder Einzelpflanzen. Dabei werden Arten mit weichen, zerstreut behaarten Blättern (*Lamium galeobdolon* ssp. *montanum* [Vorkommen auf Blättern der Ausläufer], *Oxalis acetosella*, *Cardamine pratensis* [Vorkommen auf Grundblättern]) gegenüber Arten mit eher harten, glatten, unbehaarten Blättern (*Vaccinium myrtillus*, *Festuca altissima*) bevorzugt. Die epiphyllen Moose wachsen auf den Oberseiten der Blätter, vereinzelt auch auf Blattstielen. Bei *Festuca altissima* werden dagegen fast ausschließlich die Blattunterseiten besiedelt, weil die wintergrünen Blätter mit den Unterseiten nach oben auf dem Boden liegen.

Auf den Blättern von *Lamium galeobdolon* ist eine gewisse Häufung der epiphyllen Lebermoose entlang der Blattnerve im unteren Teil der Blätter erkennbar, teilweise auch in den oberen Abschnitten der Blattstiele. Daneben kommen häufiger Pflanzen im oberen Teil des Blatts vor, wo sie vor allem im Bereich der Blattränder oder am Hauptnerv in der Blattmitte wachsen. Das Niederschlagswasser fließt hier besonders entlang der breiteren, in rinnenartigen Vertiefungen liegenden Blattnerve über den Blattgrund und über die Blattstiele ab. Weil die breiteren Blattnerve (vor allem die unteren Abschnitte des in der Blattmitte verlaufenden Hauptnervs) und die Blattstiele stärker behaart sind als die Blattflächen, sammeln sich hier die vom Wasser verfrachteten Moos-Diasporen. Ein Teil des Niederschlagswassers fließt allerdings über die nach unten gebogene Spitzenregion der Blätter ab, was die (schwächer ausgeprägte) Häufung der Moose in diesem Bereich erklärt.

Bei *Oxalis acetosella* wird manchmal der dicht behaarte Bereich der gelenkartigen Verbindung der drei Teilblätter mit dem Blattstiel bevorzugt von epiphyllen Lebermoosen besiedelt (Vorkommen auf den nur zerstreut behaarten Blattflächen wurden jedoch mehrfach beobachtet). Die glatten, nur am Rand behaarten, aufrecht abstehen-

den Blätter von *Luzula sylvatica* sind gegen die Spitzen oft bogig abwärts geneigt. Das Niederschlagswasser kann dann sowohl über den Blattgrund als auch über die Blattspitze abfließen. Teilweise kommen die epiphyllen Moose daher am Grund und in der Spitzenregion der Blätter etwas häufiger vor. *Deschampsia cespitosa* hat wintergrüne, harte, starre Blätter, die auf der Oberseite deutlich hervortretende Rippen besitzen. Diese Blätter sind auf den Rippen und am Rand durch scharfe Zähnen sehr rau. Obwohl die Art in der Klinge am Bachrand häufig vorkommt, fanden sich auf den Blättern keine Vorkommen von *Micr. ulicina* und *Metz. temperata*. Am Grund und im unteren Teil der Blätter wachsen jedoch vereinzelt *Lophocolea bidentata*-Sprosse, die mit zahlreichen Rhizoiden fest auf der Blattoberseite angeheftet sind.

Epiphyllie Lebermoose (vor allem *Metz. temperata* und *Micr. ulicina*, vereinzelt *Lophocolea bidentata*) wurden auch auf wintergrünen Wedeln der Farne *Dryopteris dilatata*, *D. affinis* und *Blechnum spicant* festgestellt (Tabelle 1). Sie wachsen auf älteren, grünen Blättern, die im Beobachtungszeitraum (Spätherbst und Winter 2007/2008) langsam abstarben. Allerdings sind die epiphyllen Moose auf den Farnen nicht häufig, was wohl mit der geringen Lebenserwartung der Wedel zusammenhängt. Besiedelt werden neben den Blattflächen und Nerven (Rippen) der Fiedern auch die Blattspindeln (Rhachis), die Blattstiele und die Spreuschuppen an den Blattstielen und Blattspindeln von *Dryopteris affinis* und *D. dilatata*. Dabei sind die Vorkommen nicht auf die Oberseiten der Wedel beschränkt, einzelne Pflanzen wachsen auch auf den Unterseiten.

Die meisten Vorkommen wurden auf *Dryopteris dilatata* beobachtet, der an der Fundstelle viel weiter verbreitet ist als die beiden anderen wintergrünen Farnarten. Außerdem begünstigen die bogig überhängenden Blätter wohl die Ansiedlung. Die epiphyllen Moose bevorzugen vor allem die Mittelrippen der Fiedern 1. und 2. Ordnung, die auf der Oberseite rinnenartige Eintiefungen aufweisen. An diesen Mittelrippen sammelt sich das abfließende Wasser. Daneben wachsen die Moose öfters auf den unteren Abschnitten der Rhachis und an den Blattstielen, wo Spreuschuppen vorkommen. Die mit Spreuschuppen besetzten Stellen sind länger feucht, gleichzeitig werden die Moos-Diasporen festgehalten.

Auch bei *Dryopteris affinis* wurde eine Häufung der epiphyllen Lebermoose im Bereich der Mittelrippe der Fiedern beobachtet, wo eine Einsen-

kung liegt, insbesondere im unteren Abschnitt der Mittelrippen, die hier teilweise Spreuschuppen tragen. Ein weiterer Schwerpunkt liegt an den dicht mit Spreuschuppen besetzten Blattspindeln und Blattstielen. Entlang der Mittelrippe der Fiedern sammelt sich ein Teil des Niederschlagswassers und fließt über die Rhachis ab. Die meisten Moose wachsen im unteren Bereich der Blätter, was vielleicht damit zusammenhängt, dass die langen, aufrecht abstehenden Wedel von *D. affinis* einen Trichter bilden, an dessen Grund sich ein Teil des herabfließenden Niederschlagswassers sammelt.

5. Verlauf der Besiedlung der Nadeln und jungen Zweige von *Abies alba*

5.1 Methoden

Die untersuchte junge Weißtanne wächst in der Nähe des Bachs am Grund einer kleinflächigen, aufgelichteten Blockhalde, die sich am Fuß der steil nordwestexponierten Hänge der Waldklinge befindet. An dieser Stelle der Klinge liegen die größten Bestände epiphyller Moose, was sich wahrscheinlich auf die besonders hohe Luftfeuchtigkeit zurückführen lässt. Dabei wird der untersuchte Baum am stärksten von epiphyllen Moosen besiedelt. Die Blockhalde ist locker mit jungen Fichten und Weißtannen bestockt, vereinzelt auch mit *Sorbus aucuparia*. Auf den Buntsandstein-Blöcken wachsen dichte Moosrasen, wobei *Sphagnum quinquefarium*, *Bazzania trilobata*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Polytrichum formosum* und *Plagiothecium undulatum* dominieren. In der Blockhalde kommen auch *Vaccinium myrtillus* und *Dryopteris dilatata* vor, bedecken aber nur geringe Flächenanteile.

Die junge Weißtanne ist etwa 7 m hoch (Stammumfang in einer Höhe von 150 cm über dem Boden: 36 cm). Der Stamm trägt ab einer Höhe von 2 m lebende Äste, die bis in die Nähe des Untergrunds herabgekrümmt sind. Dabei entspringt der untersuchte Zweig in einer Höhe von 2,1 m am Stamm, hat am Grund einen Umfang von etwa 6 cm und wächst bogig nach unten. Die jüngeren, unteren Abschnitte sind stark verzweigt. Untersucht wurde der jüngste, unterste Bereich eines kräftigen Asts. Die untersuchten Jahrestriebe liegen in einer Höhe zwischen 85 und 110 cm über dem Untergrund, wo die Buntsandstein-Blöcke von dichten *Sphagnum quinquefarium*-Beständen überzogen werden.

An 113 Jahrestrieben dieses Zweigs, die sich in den Jahren 2000–2007 gebildet haben, wurde die Moosvegetation auf den Nadeln und auf Borke untersucht. Das Alter der einzelnen Jahrestriebe wurde aus dem Verzweigungsmuster der Äste und aus der Position der Knospen abgeleitet. Für jeden Jahrestrieb wurde ermittelt, welche Moosarten auf den lebenden Nadeln wachsen und ob die Arten dabei epiphyll Vorkommen im engeren Sinn (s.str.) oder nur hemiepiphyll Bestände bilden (epiphyll s.str.: Diasporen der Art können sich auf der Nadeloberfläche etablieren und voll ausgebildete Sprosse entwickeln; hemiepiphyll: Sprosse der Art entwickeln sich auf der Borke und wachsen von dort auf Nadeln). Außerdem wurde erfasst, bei welchen Jahrestrieben über 80 % der Nadeln von Moosen besiedelt werden und ob der Nadelverlust an einem Jahrestrieb mehr als 50 % beträgt. Gleichzeitig wurden die Deckungswerte aller Moosarten ermittelt, die auf der Borke der einzelnen Jahrestriebe wachsen. Alle Deckungswerte beziehen sich nur auf die Oberseite der Triebe, also auf die Hälfte der gesamten Borkenoberfläche des Triebes. Festgestellt wurde auch, ob an dem untersuchten Jahrestrieb auf Borke ausschließlich junge, noch nicht voll entwickelte Pflanzen einer Art vorkommen. Ältere Abschnitte des Asts, die sich vor dem Jahr 2000 gebildet haben, wurden nicht berücksichtigt, weil hier eine genaue Abgrenzung der einzelnen Jahrestriebe nicht mehr möglich war. Alle Erhebungen erfolgten im November 2007.

5.2 Ergebnisse

Jahrestriebe 2007 (1. Jahr), n = 30

(Bildung der Triebe in der Vegetationsperiode des Jahres 2007, untersucht wurden n = 30 Jahrestriebe.)

Nadeln (Abb. 1): Einzelne Diasporen von *Metzgeria temperata* (Brutkörper oder Jungpflanzen) und (seltener) von *Microlejeunea ulicina* (Brutäste, Sprossfragmente) liegen auf den Nadeln oder haften an ihnen, fallen aber leicht ab. Auf einer Nadel wächst bereits eine junge *Metz. temperata*-Pflanze (Vorkommen epiphyll im engeren Sinn).

Borke (Abb. 2): Die Borke der jungen Zweigabschnitte ist mit vielen kurzen Haaren besetzt, was die Etablierung der Moos-Diasporen erleichtert. Auf allen untersuchten Jahrestrieben kommen mehrere Jungpflanzen oder Brutkörper von *Metz. temperata* vor, auf rund 50 % der Triebe

einzelne Jungpflanzen, Brutäste und Sprossfragmente von *Micr. ulicina*. An einem Jahrestrieb wurde bereits eine ältere, ± voll entwickelte *Metz. temperata*-Pflanze beobachtet. Moose nehmen nur sehr geringe Flächenanteile ein (Deckungswerte von *Metz. temperata* unter 25 %, von *Micr. ulicina* unter 10 %).

Jahrestriebe 2006 (2. Jahr), n = 27

Nadeln: Auf nahezu allen untersuchten Jahrestrieben wurden vereinzelt Pflanzen (überwiegend Jungpflanzen) von *Metz. temperata* beobachtet, die sich auf den Nadeloberflächen angesiedelt haben (epiphyll Vorkommen s.str.), auf etwa 30 % der Triebe auch von *Micr. ulicina*. Der untere Teil einzelner Nadeln wird bei etwa 80 % der Jahrestriebe von *Metz. temperata* und bei rund 40 % der Triebe von *Micr. ulicina* besiedelt, die von der Borke auf Nadeln wachsen.

Borke: Öfters ältere, ± voll entwickelte *Metz. temperata*-Pflanzen, die neben Jungpflanzen oder Brutkörpern auf fast allen untersuchten Trieben festgestellt wurden. Auf rund 80 % der Triebe wachsen Sprosse von *Micr. ulicina*, die deutlich seltener als *Metz. temperata* vorkommt. Die Flächenanteile der Moose auf Borke sind noch gering (Deckungswerte von *Metz. temperata* unter 25 %, von *Micr. ulicina* unter 10 %).

Jahrestriebe 2005 (3. Jahr), n = 14

Nadeln: Die Vorkommen von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* auf Nadeln haben zugenommen. Ansiedlungen von *Metz. temperata* auf Nadeloberflächen wurden öfters (bei über 90 % der untersuchten Triebe) beobachtet, seltener auch von *Micr. ulicina* (bei etwa 50 % der Triebe). Mehrfach kommen Pflanzen vor, die von der Borke auf Nadeln wachsen (bei *Metz. temperata* auf mehr als 90 % und bei *Micr. ulicina* auf über 40 % der Jahrestriebe).

Borke: Die Flächenanteile von *Metz. temperata* haben sich vergrößert (bei der Hälfte der Jahrestriebe werden zwischen 25 und 50 % der Trieb-oberseiten bedeckt). Gleichzeitig hat die Häufigkeit von *Micr. ulicina* zugenommen (Vorkommen auf über 90 % der untersuchten Triebe). Dabei kann die Art bereits Flächenanteile über 20 % bedecken, was bei etwa 14 % der untersuchten Triebe beobachtet wurde. Auf der Borke weniger Jahrestriebe (etwa 14 % der untersuchten Triebe) bereits einzelne, kleine Jungpflanzen von *Hypnum andoi*.

Einige *Micr. ulicina*-Pflanzen sind bereits abgestorben.

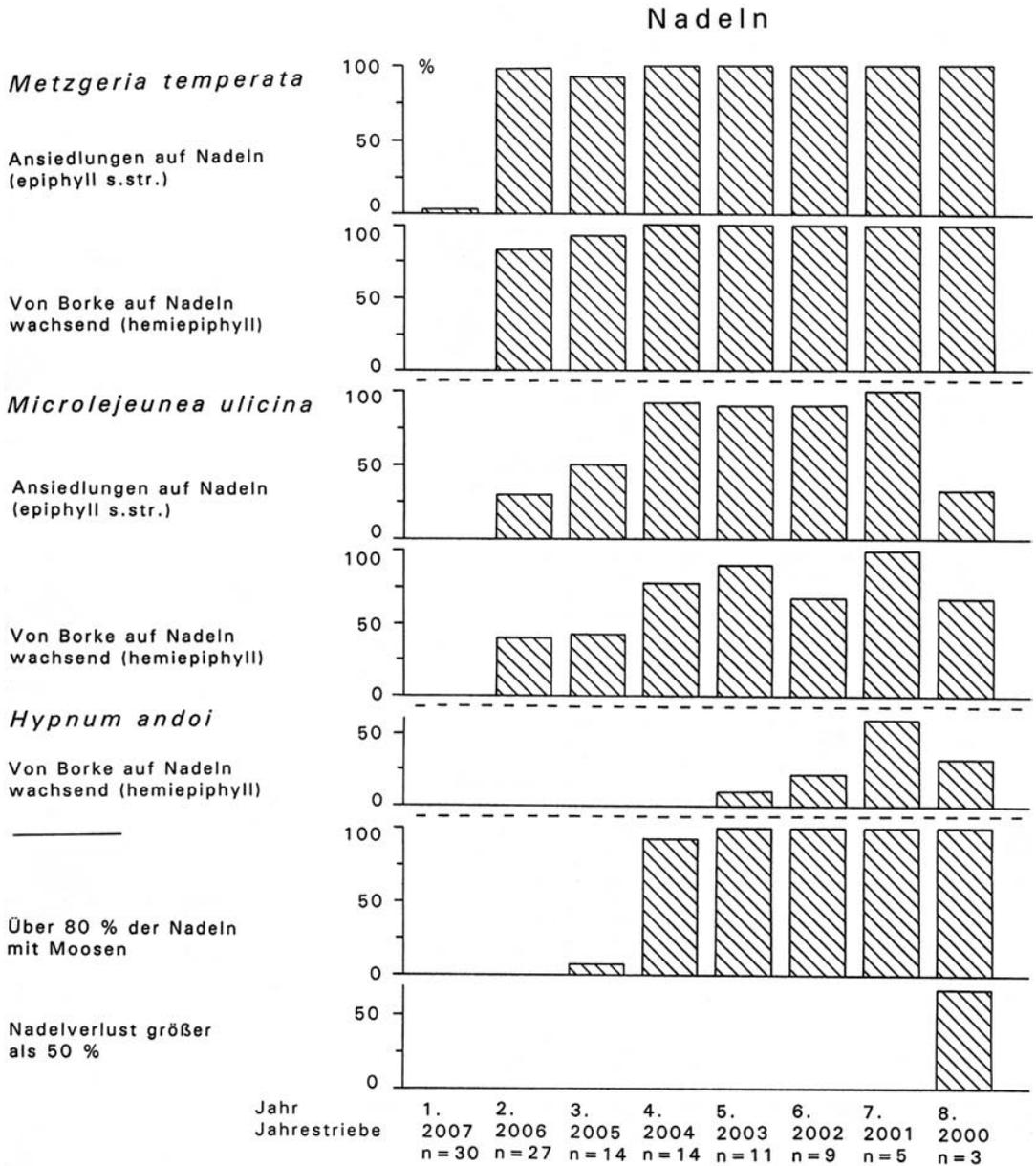


Abbildung 1. Ablauf der Besiedlung der Nadeln an einem jungen Zweig von *Abies alba*. Prozentanteile der Jahrestriebe mit epiphyllen und hemiepiphyllen Vorkommen der einzelnen Moosarten, prozentuale Frequenz der Jahrestriebe, bei denen über 80 % der Nadeln von Moosen besiedelt werden, und Anteile der Triebe mit Nadelverlusten größer 50 %. Untersucht wurden 113 Jahrestriebe, die sich in den Vegetationsperioden der Jahre 2000–2007 gebildet haben. Die Erhebungen erfolgten im November 2007. n = Anzahl der untersuchten Jahrestriebe.

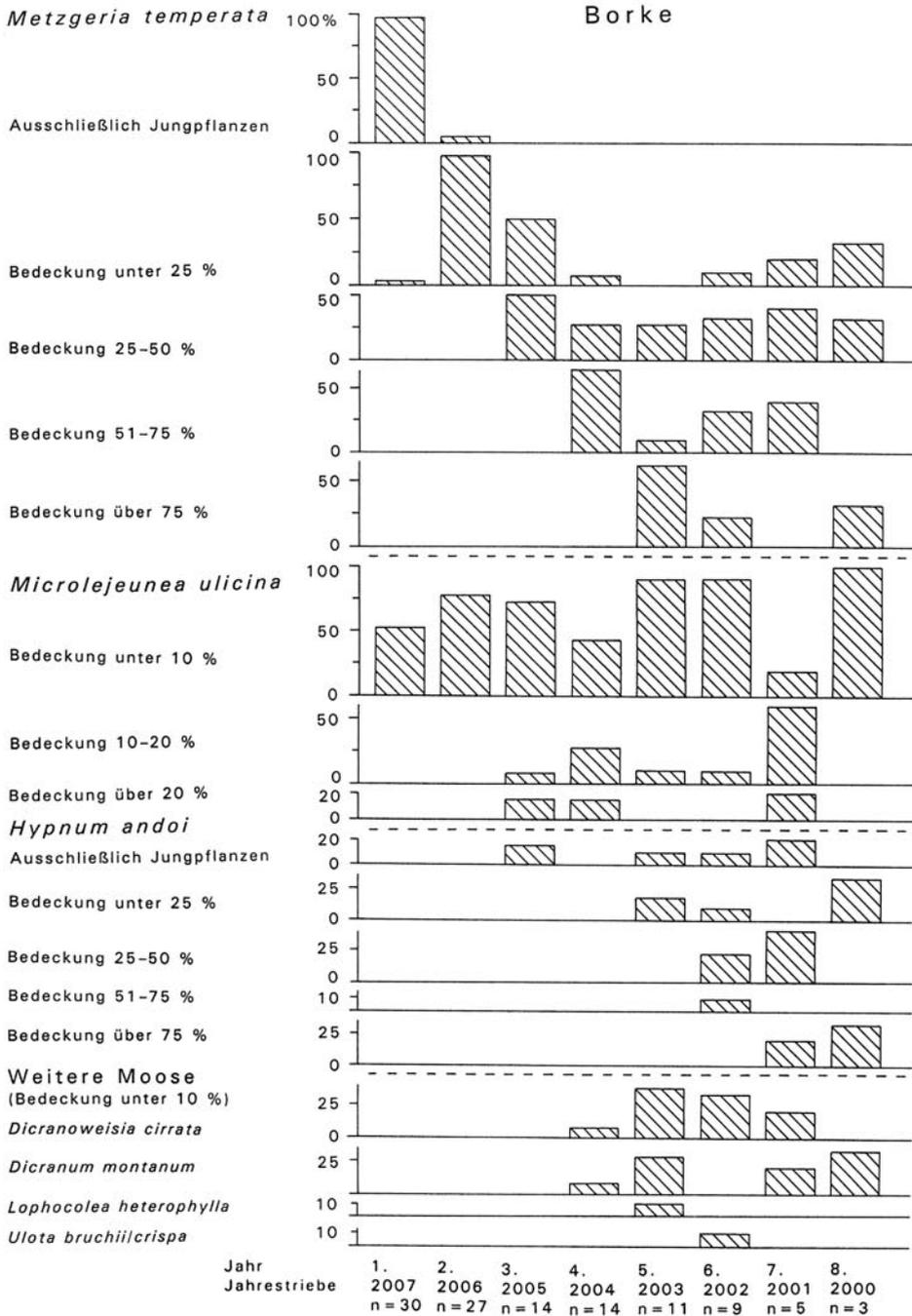


Abbildung 2. Ablauf der Besiedlung der Borke an einem jungen Zweig von *Abies alba*. Prozentanteile der Jahrestriebe, an denen die einzelnen Moosarten bestimmte Flächenanteile der Triebobersseiten bedecken und prozentuale Frequenz der Triebe, die nur von Jungpflanzen besiedelt werden. *Ulota bruchii/crispa*: Pflanze ohne Sporophyten, daher nicht bestimmbar. Weitere Erläuterungen in Abbildung 1.

Jahrestriebe 2004 (4. Jahr), n = 14

Nadeln: Die Bestände von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* auf den Nadeln haben sich stark vergrößert. Auf fast allen Jahrestrieben werden mehr als 80 % der Nadeln von den beiden Lebermoosen besiedelt. Dabei sind sowohl epiphyllie Vorkommen im engeren Sinn (Ansiedlungen auf den Nadeloberflächen) als auch hemiepiphyllie Bestände (von Borke auf Nadeln wachsende Pflanzen) häufig (Beobachtungen auf allen oder nahezu allen Trieben). *Micr. ulicina* ist jedoch seltener als *Metz. temperata*.

Borke: Die Deckungswerte von *Metz. temperata* auf Borke haben weiter zugenommen (bei mehr als 60 % der Triebe werden Flächenanteile zwischen 51 und 75 % erreicht). Auch die Flächenanteile von *Micr. ulicina* haben sich deutlich vergrößert (auf mehr als 40 % der untersuchten Jahrestriebe bedeckt das Moos über 10 % der Triebobersseiten). Sehr selten wurden erstmals einzelne junge Sprosse von *Dicranoweisia cirrata* und *Dicranum montanum* auf Borke beobachtet. Manchmal kommen auf Borke und Nadeln abgestorbene Pflanzen oder Sprossabschnitte von *Micr. ulicina* und *Metz. temperata* vor.

Jahrestriebe 2003 (5. Jahr), n = 11

Nadeln: Auf allen untersuchten Jahrestrieben werden jetzt mehr als 80 % der Nadeln von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* besiedelt. Dabei wachsen die einzelnen *Metz. temperata*-Sprosse teilweise über mehrere benachbarte oder übereinander stehende Nadeln. Erstmals wurde ein Spross von *H. andoi* beobachtet, der von der Borke auf eine Nadel wächst.

Borke: Weitere Zunahme der Flächenanteile von *Metz. temperata* (bei 64 % der Triebe werden Deckungswerte über 75 % erreicht). Gleichzeitig haben die Deckungswerte von *Micr. ulicina* wieder abgenommen (nur noch auf 9 % der Jahrestriebe bedeckt das Moos mehr als 10 % der Triebobersseiten), obwohl die Frequenz etwas zugenommen hat (Nachweise auf allen untersuchten Trieben). *Micr. ulicina* bleibt auf Lücken der *Metz. temperata*-Bestände beschränkt und wächst vereinzelt auch zwischen und auf lebenden *Metz. temperata*-Pflanzen. Auf rund 27 % der Triebe wachsen Einzelpflanzen von *H. andoi* auf Borke (neben Jungpflanzen auch erstmals ältere, voll entwickelte Sprosse), nehmen aber nur Flächenanteile unter 25 % ein. *Dicranoweisia cirrata* und *Dicranum montanum* haben ebenfalls zugenommen (Vorkommen auf 36 bzw. 27 % der Triebe), allerdings wurden nur wenige Ein-

zelpflanzen beobachtet, deren Deckungswerte unter 10 % liegen. Auf einem Trieb wurde eine junge Pflanze von *Lophocolea heterophylla* festgestellt. Teilweise sind fast 100 % der Borke auf der Triebobersseite von Moosen bedeckt.

Jahrestriebe 2002 (6. Jahr), n = 9

Nadeln: Weiterhin werden bei allen untersuchten Jahrestrieben über 80 % der Nadeln von epiphyllien Moosen besiedelt. Bei rund 20 % der Triebe wachsen (öfters) *H. andoi*-Pflanzen von Borke auf Nadeln. Wegen der Zunahme von *H. andoi* sind die epiphyllien *Metz. temperata*-Bestände zurückgegangen.

Borke: Die Häufigkeit von *H. andoi* hat deutlich zugenommen (Vorkommen auf etwa 60 % der untersuchten Triebe). Bei 33 % der Jahrestriebe bedeckt das Moos bereits Flächenanteile über 25 %. Einige Sprosse der Art haben bereits Hängetriebe gebildet, die von den Zweigen herabhängen. Teilweise wachsen längere Sprosse auch auf benachbarte oder angrenzende Zweige. Gleichzeitig sind die Deckungswerte von *Metz. temperata* auf Borke deutlich zurückgegangen (nur noch auf rund 20 % der Triebe nimmt das Moos mehr als 75 % der Triebobersseiten ein). Die Art kann von *H. andoi* überwachsen werden. *Metz. temperata* wächst manchmal auf lebenden *H. andoi*-Pflanzen. *Micr. ulicina* siedelt vor allem in Lücken oder kriecht zwischen und auf lebenden *H. andoi*- und *Metz. temperata*-Pflanzen. Auf einigen Trieben (Frequenz 33 %) wurden einzelne Sprosse von *Dicranoweisia cirrata* beobachtet, auf einem Jahrestrieb auch eine junge Pflanze von *Ulota crispa* oder *U. bruchii* (ohne Sporophyten, daher nicht bestimmbar). Die Deckungswerte der Moose auf Borke sind sehr hoch.

Jahrestriebe 2001 (7. Jahr), n = 5

Nadeln: Weiterhin werden bei allen untersuchten Trieben über 80 % der Nadeln von epiphyllien Moosen besiedelt. Auf drei von fünf untersuchten Trieben wachsen *H. andoi*-Sprosse (mehrfach) von Borke auf Nadeln.

Borke: *H. andoi* wurde bereits auf vier von fünf untersuchten Jahrestrieben beobachtet und nimmt auf drei Trieben Flächenanteile über 25 % ein, auf einem Trieb sogar fast die gesamte Fläche. Die Deckungswerte von *Metz. temperata* liegen dagegen auf allen untersuchten Trieben unter 75 %. Falls *H. andoi* hohe Flächenanteile bedeckt, bleibt die Art auf Lücken beschränkt oder wächst auf lebenden *H. andoi*-Sprossen, wie *Micr. ulicina*. Auf einem Trieb wurden auf Borke einzelne

Pflanzen von *Dicranoweisia cirrata* und *Dicranum montanum* beobachtet.

Auch bei *H. andoi* kommen jetzt mehrfach abgestorbene Pflanzen oder Sprossabschnitte vor.

Jahrestriebe 2000 (8. Jahr), n = 3

Nadeln: An zwei von drei untersuchten Jahrestrieben wurden bereits größere Nadelverluste beobachtet, die 50 % übersteigen. Daher haben die epiphyllen und hemiepiphyllen Bestände von *Metz. temperata*, *Micr. ulicina* und *H. andoi* deutlich abgenommen. Die *Metz. temperata*-Vorkommen auf Nadeln sind auch wegen der Häufigkeit von *H. andoi* zurückgegangen.

Borke: *H. andoi* wurde auf zwei von drei untersuchten Trieben beobachtet, wobei auf einem Trieb hohe Deckungswerte (über 75 %) erreicht werden. Nur auf einem Jahrestrieb bedeckt *Metz. temperata* Flächenanteile über 75 %. Die Deckungswerte von *Micr. ulicina* liegen auf allen drei Trieben unter 10 %. An einem Trieb wurden einzelne Pflanzen von *Dicranum montanum* festgestellt.

Angrenzende ältere Abschnitte des Zweigs

Nadeln: Auf den jüngeren Zweigabschnitten starke Nadelverluste, die deutlich über 50 % liegen. Hier sind nur noch wenige Nadeln erhalten. Dadurch sind die epiphyllen und hemiepiphyllen Moosbestände sehr stark zurückgegangen. An den älteren Zweigabschnitten kommen keine Nadeln mehr vor.

Borke: *Metz. temperata* bedeckt auf den jüngeren Zweigabschnitten größere Flächen. Dabei wurden allerdings öfters abgestorbene Pflanzen oder Sprossabschnitte beobachtet. Stellenweise kann auch *Micr. ulicina* höhere Deckungswerte erreichen. Oft ist der Moosbewuchs auf Borke lückig. Auf Borke der älteren Abschnitte des Zweigs siedeln dichte *H. andoi*-Bestände, die *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* überwachsen. Die *H. andoi*-Sprosse bilden dabei oft lange Hängetriebe, die von den Zweigen herabhängen. Stellenweise kommen aber auch Abschnitte mit *Metz. temperata*-Beständen vor.

6. Diskussion

6.1 Epiphyll Moose in Europa

Epiphyll Moose wachsen vor allem in tropischen Regenwäldern und sind in der temperaten Zone generell sehr selten (PÓCS 1982a, RICHARDS 1984). Die europäischen Vorkommen sind dabei

weitgehend auf ozeanisch geprägte Regionen in der Nähe der Atlantikküste (zwischen Portugal und den Färöer-Inseln) beschränkt. Auf den Britischen Inseln wurden epiphyll Moose mehrfach auf Hautfarnen (*Hymenophyllum*, *Trichomanes*) beobachtet (V. D. DUNK 1978, PORLEY 1996). Nachweise auf anderen Trägerpflanzen sind selten (PORLEY & HODGETTS 2005), obwohl die Britischen Inseln bryologisch sehr gut untersucht sind. PORLEY (1996) hat an zwei Fundstellen in England epiphyll Bestände von *Metzgeria fruticulosa* auf *Buxus sempervirens*-Blättern nachgewiesen und PATON (1999) erwähnt ein auf den Hebriden entdecktes Vorkommen von *Colura calyptrifolia* auf lebenden Wedeln von *Blechnum spicant*. Aus anderen Regionen Europas liegen kaum Beobachtungen epiphyller Moose vor. POELT & VÉZDA (1992) beschreiben ein Vorkommen epiphyller Flechten und Moose auf *Abies alba*-Nadeln in der südlichen Steiermark (Österreich). Einige Fundstellen epiphyller (hemiepiphyller) Lebermoose wurden von PÓCS (1982b) am Fuß des Kaukasus am Schwarzen Meer entdeckt, wo Blätter von *Buxus colchica* besiedelt werden. Weiter verbreitet sind epiphyll Moose auf den Kanarischen Inseln (BOECKER, FISCHER & LOBIN 1993, ZIPPEL 1998), auf Madeira (SJÖGREN 1975) und auf den Azoren (SJÖGREN 1978, 1997). Damit wird in der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal ein größeres Vorkommen epiphyller Moose aus Mitteleuropa beschrieben. Bemerkenswert ist, dass neben den Nadeln von *Abies alba* und *Picea abies* auch lebende Blätter von Angiospermen und Farnen besiedelt werden, was nach Literaturangaben in Mitteleuropa bisher nicht beobachtet wurde.

6.2 Besiedlung der Nadeln, Blätter und Zweige

Lebende Blätter und Zweige sind kurzlebige Substrate, daher müssen sich die epiphyllen Moose rasch etablieren. Sie werden allgemein durch eine schnelle Entwicklung der Pflanzen und durch kurze Lebenszyklen gekennzeichnet (RICHARDS 1984, 1988, SCHUSTER 1988). Die rasche Besiedlung der Nadeln des untersuchten *Abies alba*-Zweigs lässt sich auf die konstant hohe Luftfeuchtigkeit an der Fundstelle zurückführen. Dabei verläuft die Entwicklung der epiphyllen Moosvegetation in drei Phasen. 1. Phase: *Metzgeria temperata* und *Microlejeunea ulicina* besiedeln die neu gebildeten Nadeln, bis die beiden Lebermoose auf nahezu allen

Nadeln (über 80 %) der Triebe wachsen (Jahrestriebe 2007–2004, 1. bis 4. Jahr). 2. Phase: *Hypnum andoi*-Pflanzen wachsen von der Borke auf die Nadeln, wodurch die epiphyllen Bestände von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* wieder abnehmen (Jahrestriebe 2003–2001, 5. bis 7. Jahr). 3. Phase: Größere Nadelverluste, die 50 % übersteigen, führen zu einem schnellen Rückgang der epiphyllen Moose (Jahrestriebe 2000 und älter, ab dem 8. Jahr). *Metz. temperata* kann die Oberfläche der Nadeln schneller besiedeln als *Micr. ulicina*. Schon im zweiten Jahr (Jahrestriebe 2006) wächst *Metz. temperata* auf den Nadeln nahezu aller Triebe, während *Micr. ulicina* erst ab dem vierten Jahr (Jahrestriebe 2004 und älter) auf fast allen Trieben epiphyll vorkommt. Die wintergrünen Blätter der Angiospermen und Farne, die noch kurzlebiger sind als *Abies alba*-Nadeln, werden ebenfalls sehr rasch besiedelt.

Untersuchungen zum Ablauf der Besiedlung junger Blätter sind bisher selten. Nach v. D. DUNK (1978) wachsen epiphyllie Lebermoose in Südwest-Irland frühestens nach einem Jahr auf neu gebildeten *Hymenophyllum*-Wedeln. Dreijährige Wedel, die bereits absterben, tragen die dichtesten und artenreichsten Bestände epiphyller Moose. Auf Madeira und auf den Azoren dauert die volle Entwicklung der epiphyllen Moosvegetation vermutlich nur 2–3 Jahre (SJÖGREN 1975, 1978). Im Südosten der USA wurden epiphyllie Lebermoose nur auf Blättern beobachtet, die mindestens 2 Jahre alt sind (ELLIS 1971, DAVISON 1997, DIAMOND, WOODS & RUNDELL 1999).

In tropischen Regenwäldern können die Blattoberflächen schneller besiedelt werden. WINKLER (1967) hat in El Salvador beobachtet, dass epiphyllie Moose markierte junge Blätter schon innerhalb von etwa 2–3 Monaten neu besiedeln. In Panama kamen auf jungen, neu gebildeten Blättern bereits nach einem Jahr epiphyllie Lebermoose vor, die teilweise größere Flächenanteile bedeckten (COLEY, KURSAR & MACHADO 1993), und auf künstlichen Blättern, die im Unterholz eines tropischen Regenwalds in Costa Rica ausgebracht wurden, erreichten die epiphyllen Moose schon nach 9,5 Monaten höhere Deckungswerte (MONGE-NAJERA & BLANCO 1995).

Auf der Borke der *Abies alba*-Triebe können sich die Diasporen von *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* schneller etablieren als auf den Nadeln, und die Pflanzen erreichen hier höhere Deckungswerte. Diese Unterschiede lassen sich vor allem darauf zurückführen, dass die Oberfläche der Nadeln leichter austrocknet als Borke. Außerdem

erleichtert die Behaarung der Borke der jungen Triebe die Ansiedlung von Moosen, weil sich ihre Diasporen zwischen den Haaren besser als auf glatten Oberflächen festsetzen und weiter entwickeln können. Mit zunehmendem Alter der Triebe verschwinden diese Haare allmählich.

Die Besiedlung der Borke des untersuchten *Abies alba*-Zweigs erfolgt in drei Phasen. 1. Phase: *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* besiedeln die Borke der neu gebildeten Jahrestriebe, bis *Metz. temperata* auf den meisten Trieben Flächenanteile zwischen 50 und 75 % einnimmt und *Micr. ulicina* auf fast allen Trieben wächst, wobei häufig Deckungswerte über 10 % erreicht werden, teilweise sogar über 20 % (Jahrestriebe 2007–2004, 1. bis 4. Jahr). 2. Phase: Weitere Zunahme von *Metz. temperata*, bis das Lebermoos auf den meisten Trieben mehr als 75 % der Oberseiten bedeckt. Als Folge nehmen die Flächenanteile von *Micr. ulicina* wieder ab (Jahrestriebe 2003, 5. Jahr). 3. Phase: *H. andoi* erreicht auf mehreren Trieben höhere Deckungswerte (über 25 %), wodurch die Flächenanteile von *Metz. temperata* wieder sinken (Jahrestriebe 2002 und älter, ab dem 6. Jahr).

Dabei kann *Metz. temperata* auch die Borke der Zweige schneller als *Micr. ulicina* besiedeln. Schon im ersten Jahr (Jahrestriebe 2007, also wenige Monate nach der Bildung der Triebe) wurden auf allen untersuchten Trieben Jungpflanzen von *Metz. temperata* beobachtet. *Micr. ulicina* konnte dagegen erst ab dem 5. Jahr (Jahrestriebe 2003 und älter) auf allen Trieben nachgewiesen werden, obwohl die Art bereits im ersten Jahr auf vielen Trieben wächst. Einzelne Jungpflanzen von *H. andoi* wurden erstmals im 3. Jahr (Jahrestriebe 2005) beobachtet. Ältere, voll entwickelte Pflanzen ließen sich aber erst ab dem 5. Jahr (Jahrestriebe 2003 und älter) feststellen. Weitere Moose (*Dicranoweisia cirrata*, *Dicranum montanum*, *Lophocolea heterophylla*, *Ulota bruchii* oder *U. crispa*) wurden erst ab dem 4. Jahr (Jahrestriebe 2004 und älter) nachgewiesen, allerdings fanden sich stets nur Einzelpflanzen mit geringen Deckungswerten (unter 10 %). Die Entwicklung dieser Arten dauert offenbar etwas länger, und sie sind für eine Verdrängung der *Metz. temperata*- und *H. andoi*-Bestände, die dann bereits dominieren, nicht konkurrenzstark genug. Weil die jungen Zweige dünn sind, ist die besiedelbare Fläche klein. Konkurrenz um Raum (RYDIN 1997) spielt daher eine wichtige Rolle. Die Borke auf den Oberseiten der Triebe wird meist schon ab dem 5. Jahr (Jahrestriebe 2003) nahezu vollstän-

dig von Moosen bedeckt. *H. andoi* kann als große, schnell wachsende Art kleinere Moose (Tab. 3) rasch überwachsen. Dagegen wird das extrem kleine, konkurrenzschwache Moos *Micr. ulicina* von allen anderen Arten, die auf dem untersuchten Zweig vorkommen, leicht verdrängt.

Die Primärsukzession der Epiphyten auf jungen Zweigen wurde bisher wenig untersucht. An feuchten Stellen können die Wachstums- und Sukzessionsraten sehr hoch sein, was mit den eigenen Beobachtungen übereinstimmt. STONE (1989) hat die Epiphytenvegetation auf den einzelnen Jahrestrieben von *Quercus garryana*-Zweigen in Oregon (USA) studiert. Die Borke der jungen Äste wurde ebenfalls sehr schnell von einigen Pionierarten besiedelt, die sich bereits in den ersten drei Jahren mit hohen Individuenzahlen etablieren konnten. Pleurokarpe Moose erschienen erstmals auf 9–10-jährigen Zweigabschnitten. Auf sterilisierten Zweigabschnitten von *Pseudotsuga menziesii* ohne Epiphytenvegetation, die in die Kronen unterschiedlich alter Douglasien-Wälder in Oregon gebracht wurden, konnten sich bereits in einem Zeitraum von vier Jahren mehrere Moosarten ansiedeln (SILLETT et al. 2000).

Weil die Wuchsorte der epiphyllen Moose kurzlebig sind, ist die Ausbreitung und die rasche Etablierung und Weiterentwicklung ihrer Diasporen von großer Bedeutung. Bei *Metz. temperata* kommen große Mengen thalloider Brutkörper vor (Tab. 3). Dabei handelt es sich um elliptische bis eiförmige, flache oder gewölbte Zellplatten, die an aufsteigenden bis aufrechten, von der Unterlage abstehenden, gegen die Spitze verschmälerten Ästen gebildet werden. *Micr. ulicina* entwickelt an der Fundstelle sehr häufig Brutäste (Cladien), die sich leicht ablösen. Die Basis der Achsen dieser Cladien ist verengt und besteht nur aus wenigen großen Zellen. An dieser Stelle lösen sich die Brutäste von den Elternsprossen ab, wobei ihre Stammzellen intakt bleiben. Nach der Ablösung bleiben auf den Achsen der Elternsprosse auffallende Kragen zurück, die an älteren Sprossen oft in großer Anzahl vorkommen. Die Blätter der Cladien sind nicht modifiziert. Epiphyll Moose in den Tropen entwickeln häufig ähnliche Cladien und scheibenförmige oder thalloide, flache, vielzellige Brutkörper, die oft schon in einem frühen Entwicklungsstadium der Pflanzen gebildet werden (RICHARDS 1984, THIERS 1988, SCHUSTER 1988).

Diese Diasporen bestehen aus dünnwandigen Zellen und besitzen Scheitelzellen, die sich schon vor der Ablösung der Propagulen ausbil-

den. Sie vertragen daher wohl kaum längere Trockenperioden, was ihre Ausbreitung über weite Strecken erschwert (THIERS 1988). Ein Ferntransport ist auch wegen der Größe dieser Diasporen schwierig. Trotzdem sind *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* in Europa weit verbreitet. Durch Niederschlagswasser und durch die Schwerkraft können ihre Diasporen leicht über kurze und mittlere Distanzen verfrachtet werden, ebenso durch Luftströmungen und Tiere (der Fundort liegt jedoch an einer besonders windgeschützten Stelle). Weil die Feuchtigkeit an der Fundstelle konstant hoch ist, können sie sich leicht etablieren und schnell weiterentwickeln, wobei sich die neuen Pflanzen direkt (ohne Protonema-Stadium) bilden (LAAKA-LINDBERG, KORPELAINEN & POHJAMO 2003). Zwischen den flachen Brutkörpern von *Metz. temperata* und der Blattoberfläche bildet sich ein Wasserfilm, der sie anfangs festhält. Bei Lebermoosen der temperaten und borealen Zone sind thalloide oder scheibenförmige Brutkörper und Cladien selten (SCHUSTER 1988), hier dominieren kleine, ein- bis wenigzellige Brutkörper mit dicken Zellwänden, die keine Scheitelzellen besitzen. Bei ihrer Keimung bilden sich zunächst Protonemata, an denen die jungen Sprosse entstehen (LAAKA-LINDBERG, KORPELAINEN & POHJAMO 2003). *Metz. temperata* und *Micr. ulicina* sind diözisch und bilden in der Fundregion keine Sporophyten.

H. andoi ist ebenfalls diözisch, entwickelt aber auf der Oberseite älterer Zweigabschnitte häufig Sporenkapseln. An Hängesprossen fehlen dagegen Sporophyten. Auf den untersuchten *Abies alba*-Zweigen wurden mehrfach kleine Fragmente von Sprossen und Blättern dieser Art nachgewiesen, an denen sich bereits junge, kurze Triebe entwickelt haben. Besonders von den langen, dünnen *H. andoi*-Hängesprossen, die an der Fundstelle häufig sind, können sich leicht Fragmente ablösen. Sie werden durch die Schwerkraft, durch Niederschlagswasser und Luftströmungen oder durch Tiere auf benachbarte Äste verfrachtet und spielen wahrscheinlich bei der Besiedlung junger Zweigabschnitte eine wichtige Rolle. Wahrscheinlich können sich auch Sprossfragmente anderer Arten auf neu gebildeten Trieben etablieren und weiterentwickeln. In einem Regenwald in Costa Rica wurden makroskopische Moosfragmente über den Ästen junger Bäume ausgestreut, und nach sechs Monaten waren auf den Oberflächen der Äste 1 % der ausgebrachten Fragmente zu finden (NADKARNI, COBB & SOLANO 2000).

Tabelle 3. Wuchsform, Größe, Geschlechtsverteilung, Reproduktion und Lebensstrategie der auf dem untersuchten *Abies alba*-Zweig wachsenden Moosarten.

| | <i>Metzgeria temperata</i> | <i>Microlejeunea ulicina</i> | <i>Hypnum andoi</i> | <i>Dicranoweisia cirrata</i> | <i>Dicranum montanum</i> | <i>Lophocolea heterophylla</i> | <i>Uloa bruchii/crispa</i> ¹ |
|---|--|--|---------------------------------------|---|---|--------------------------------|---|
| Wuchsform ² | Thalloid mat, Einzelpflanzen | Smooth mat, Thread-like form | Smooth mat, Thread-like form, Pendant | Einzelpflanzen | Einzelpflanzen | junge Einzelpflanze | junge Einzelpflanze |
| Größenklasse der Sprosse ³ | II | I | III | II | II | II | II |
| Geschlechtsverteilung | diözisch | diözisch | diözisch | monözisch | diözisch | monözisch | monözisch |
| Sporophyten in der Fundregion | fehlend | fehlend | häufig | häufig | extrem selten | häufig | häufig |
| Asexuelle Reproduktion in der Fundregion ⁴ | häufig thalloide Brutkörper (Metzgeria-Typ), Sprossfragmente | häufig Brutäste (Cladien), Sprossfragmente | Sprossfragmente | häufig echte Brutkörper (s.str.), Sprossfragmente | häufig Brutblätter und Bruchäste, Sprossfragmente | Sprossfragmente | Sprossfragmente |
| Lebensstrategie ⁵ | Colonist | Short-lived shuttle species | Perennial stayer | Colonist | Colonist | Colonist | Short-lived shuttle species |

¹ Pflanze ohne Sporophyten, daher nicht bestimmbar.

² Klassifizierung der Wuchsform (oder Lebensform, MÄGDEFRAU 1982) nach GIMMINGHAM & BIRSE (1957), MÄGDEFRAU (1982), DURING (1992) und BATES (1998).

³ Größenklassen: I < II < III.

⁴ Klassifizierung der asexuellen Diasporen nach CORRENS (1899), SCHUSTER (1966) und LAAKA-LINDBERG, KORPELAINEN & POHJAMO (2003).

⁵ Die Zuordnung der Lebensstrategien (DURING 1979, 1992) folgt dem neuen Klassifizierungsvorschlag von SIEBEL & DURING (2006).

Andere Moosarten wurden auf dem untersuchten *Abies alba*-Zweig nur als Einzelpflanzen beobachtet (Tab. 3). *Dicranoweisia cirrata* bildet in der Fundregion häufig kleine, mehrzellige, zylindrische, keulenförmige oder ellipsoidische (echte) Brutkörper, die sich auf der Unterseite der Blattbasis und am Stamm entwickeln. Sporophyten sind ebenfalls häufig. Bei *Dicranum montanum* finden sich an den Spross-Spitzen häufig zahlreiche kurze, brüchige Triebe (Bruchäste), die kleine, sich leicht ablösende Brutblätter tragen. *Lophocolea heterophylla*, *Ulota bruchii* und *U. crispa* sind monözisch und bilden an der Fundstelle häufig Sporenkapseln, aber keine spezialisierten asexuellen Diasporen.

Auf den Blättern von Angiospermen und Farnen werden die Moos-Diasporen vom Niederschlagswasser, das meist in bestimmten Bahnen abfließt, verfrachtet. Sie können sich dann an Stellen mit dicht stehenden Haaren oder Spreuschuppen sammeln, wodurch ein charakteristisches Verteilungsmuster der jungen Pflanzen entsteht. Auch auf den Azoren, auf Madeira und auf den Kanarischen Inseln siedeln die epiphyllen Lebermoose bevorzugt in der Umgebung von Blattnerven, an Schuppen, am Blattgrund und an den Rändern oder Spitzen der Blätter, ebenso an Fraßlöchern (SJÖGREN 1975, 1978, 1997, ZIPPEL 1998).

Die Wuchsformen der Moose, die an der Fundstelle auf den Zweigen von *Abies alba* oder *Picea abies* und auf Blattoberflächen vorkommen, lassen sich ganz überwiegend als „thalloid mats“ oder „smooth mats“ klassifizieren (GIMINGHAM & BIRSE 1957, MÄGDEFRAU 1982, DURING 1992, BATES 1998). Dabei bilden die kriechend wachsenden Moossprosse mehr oder weniger dichte Decken, die der Substratoberfläche (Oberseite der lebenden Blätter oder Borke) anliegen. Die epiphylle Moosvegetation tropischer Regenwälder besteht hauptsächlich aus Arten, die ähnliche Decken bilden (MÄGDEFRAU 1982, GRADSTEIN 1997). Sie halten das auf dem Substrat herablaufende Wasser länger fest, was die Austrocknung der Pflanzen verzögert (THIERS 1988). Gleichzeitig können kriechend wachsende Moose Substratoberflächen schneller bedecken als aufrecht wachsende und haben dadurch Konkurrenzvorteile (RYDIN 1997). *H. andoi* und *Isothecium myosuroides* bilden an der Fundstelle auffallende, lange Hängesprosse („pendants“), was sich auf die konstant hohe Luftfeuchtigkeit zurückführen lässt. Hängemoose sind als charakteristischer Bestandteil tropischer Regenwälder (MÄGDEFRAU 1982, RICHARDS 1984, THIERS 1988) in der tem-

peraten Zone selten (Schwerpunkt in ozeanisch geprägten Regionen).

Mit Ausnahme von *H. andoi* lassen sich alle Moosarten, die auf dem untersuchten *Abies alba*-Zweig beobachtet wurden, den Lebensstrategie-Kategorien der „colonists“ und „short-lived shuttle“-Arten zuordnen (DURING 1979, 1992, SIEBEL & DURING 2006), die kurzlebige Standorte kennzeichnen. *H. andoi*, das erst auf älteren Zweigabschnitten dominiert, kann dagegen als „perennial stayer“ klassifiziert werden und gehört damit in eine Gruppe langlebiger Arten, die stabilere Wuchsorte bevorzugen.

6.3 Epiphylle Moose als Indikatoren für Klimaänderungen?

Epiphylle Moose können schon auf kleine Veränderungen des Mikroklimas sehr empfindlich und schnell reagieren. Änderungen der Waldstruktur, etwa durch forstliche Eingriffe, haben oft einen starken Einfluss auf die epiphylle Moosvegetation. In niederschlagsarmen Perioden wird die Wachstumsrate der epiphyllen Moose deutlich reduziert (WINKLER 1967, OLARINMOYE 1974). Kälteperioden wirken sich ebenfalls ungünstig aus (Pócs 1978). In den Gebirgsregionen der Tropen reichen epiphylle Moose nur bis in Höhen, die nicht von Nachtfrost betroffen sind. Teilweise finden sie sich dort nur an besonders frostgeschützten Stellen, obwohl die normalerweise epiphyll wachsenden Arten auf anderen Substraten noch in größeren Höhen vorkommen können (Pócs 1982a). Nach GRADSTEIN (1992) werden epiphylle Moose in den Tropen oberhalb 2000 m selten. Extreme Wetterbedingungen können eine große Bedeutung für die Ansiedlung und das Überleben der epiphyllen Arten haben (SJÖGREN 1997). Wiederholte Untersuchungen der epiphyllen Moosvegetation an bestimmten Fundstellen auf Madeira ergaben bereits in einem Zeitraum von 1–2 Jahren große quantitative Unterschiede (SJÖGREN 1975).

Die aktuelle Klimaerwärmung, insbesondere der Anstieg der Lufttemperatur in den Wintermonaten (Seltenheit von Frostperioden), könnte daher in Mitteleuropa zu einer Ausbreitung epiphyller Moose führen. Nach FRAHM (2006) haben Hängeformen von *Hypnum andoi*, die in der Klinge bei Schielberg häufig sind, neuerdings im mitteleuropäischen Raum als Folge des Klimawandels zugenommen. Wahrscheinlich werden subozeanisch verbreitete Moose wie *Metzgeria temperata*, *Microlejeunea ulicina* und *H. andoi* durch die

derzeitigen Klimaänderungen gefördert, und die Untersuchungen an der Fundstelle zeigen, dass diese Arten junge Nadeln, Blätter und Zweige sehr schnell besiedeln können, wenn günstige Bedingungen herrschen und der Diasporen-Eintrag aus unmittelbar benachbarten Beständen hoch ist. Der starke Rückgang der SO₂-Immissionen seit den 1980er Jahren dürfte ebenfalls positive Auswirkungen auf epiphyllie Moose haben. Zur Zeit fehlen jedoch Daten, die eine Zunahme epiphyller Moosvorkommen in Mitteleuropa sicher belegen. Ältere Beobachtungen sind zwar aus Baden-Württemberg nicht bekannt, aber die Bestände lassen sich ohne gezielte Suche leicht übersehen. Aufschlussreich wäre eine wiederholte Untersuchung der epiphyllen Moosvegetation in Dauerflächen.

Literatur

- BATES, J.W. (1998): Is „life-form“ a useful concept in bryophyte ecology? – *Oikos*, **82**: 223-237.
- BOECKER, M., FISCHER, E. & LOBIN, W. (1993): Epiphyllie Moose von den Kanarischen Inseln (La Gomera und Teneriffa). – *Nova Hedwigia*, **57**: 219-230.
- COLEY, P.D., KURSAR, T.A. & MACHADO, J.-L. (1993): Colonization of tropical rain forest leaves by epiphylls: effects of site and host plant leaf lifetime. – *Ecology*, **74**: 619-623.
- CORRENS, C. (1899): Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. – XXIV + 472 S.; Jena (G. Fischer).
- DAVISON, P.G. (1997): Epiphyllous liverworts newly discovered in the Southern Appalachians. – *Castanea*, **62**: 215-218.
- DIAMOND, A.R., WOODS, M. & RUNDELL, H. (1999): Epiphyllous hepatics from southern Alabama. – *Bryologist*, **102**: 309-313.
- DUNK, K.V.D. (1978): Beobachtungen an epiphyllen Moosen. – *Hoppea*, **37**: 161-178.
- DURING, H.J. (1979): Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – *Lindbergia*, **5**: 2-18.
- 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).
- ELLIS, E.A. (1971): Epiphyllous Hepaticae in southwest Georgia. – *Bryologist*, **74**: 49-50.
- FRAHM, J.-P. (2006): *Moose. Eine Einführung*. – 237 S.; Jena (Weissdorn-Verlag).
- GIMINGHAM, C. H. & BIRSE, E. M. (1957): Ecological studies on growth-form in bryophytes I. Correlations between growth-form and habitat. – *J. Ecol.*, **45**: 533-545.
- GRADSTEIN, S.R. (1992): The vanishing tropical rain forest as an environment for 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).
- GRADSTEIN, S.R. (1997): The taxonomic diversity of epiphyllous bryophytes. – *Abstracta Botanica*, **21**: 15-19.
- GUERKE, W.R. (1973): Epiphyllous Hepaticae in Louisiana. – *Bryologist*, **76**: 201-202.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schr.-R. f. Vegetationskde.*, **34**: 1-519.
- LAAGA-LINDBERG, S., KORPELAINEN, H. & POHJAMO, M. (2003): Dispersal of asexual propagules in bryophytes. – *J. Hattori Bot. Lab.*, **93**: 319-330.
- MÄGDEFRAU, K. (1982): Life-forms of bryophytes. – In: SMITH, A.J.E. (ed): *Bryophyte ecology*. – X + 511 S.; London (Chapman and Hall).
- MONGE-NAJERA, J. & BLANCO, M.A. (1995): The influence of leaf characteristics on epiphyllous cover: a test of hypotheses with artificial leaves. – *Tropical Bryology*, **11**: 5-9.
- MÜLLER-WESTERMEIER, G. (1990): Klimadaten der Bundesrepublik Deutschland, Zeitraum 1951–1980 (Temperatur, Luftfeuchte, Niederschlag, Sonnenschein, Bewölkung). – 22 S. + 289 Tab. + 1 Karte; Offenbach am Main (Deutscher Wetterdienst).
- NADKARNI, N.M., COBB, A.R. & SOLANO, R. (2000): Interception and retention of macroscopic bryophyte fragments by branch substrates in a tropical cloud forest: an experimental and demographic approach. – *Oecologia*, **122**: 60-65.
- OBERDORFER, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. – 8. Aufl., 1051 S.; Stuttgart (E. Ulmer).
- OLARINMOYE, S.O. (1974): Ecology of epiphyllous liverworts: growth in three natural habitats in Western Nigeria. – *J. Bryol.*, **8**: 275-289.
- PATON, J.A. (1999): The Liverwort Flora of the British Isles. – 626 S.; Martins, Great Horkesley, Colchester, Essex (Harley).
- PÓCS, T. (1978): Epiphyllous communities and their distribution in East Africa. – *Bryophytorum Bibliotheca*, **13**: 681-713.
- PÓCS, T. (1982a): Tropical forest bryophytes. – In: SMITH, A.J.E. (ed): *Bryophyte ecology*. – X + 511 S.; London (Chapman and Hall).
- PÓCS, T. (1982b): An epiphyllous liverwort community from the Caucasus Mountains. – *Bryol. Beitr.*, **1**: 13-22.
- PÓCS, T. & TÓTHMÉRÉSZ, B. (1997): Follicolous bryophyte diversity in tropical rainforests. – *Abstracta Botanica*, **21**: 135-144.
- POELT, J. & VÉZDA, A. (1992): Ein Vorkommen follicoler Flechten in der Steiermark. – *Herzogia*, **9**: 239-246.
- PORLEY, R.D. (1996): Follicolous *Metzgeria fruticulosa* on Box leaves in the Chiltern Hills, England. – *J. Bryol.*, **19**: 188-189.
- PORLEY, R.D. & HODGETTS, N.G. (2005): Mosses and liverworts. – XIV + 495 S.; London (Collins).
- RICHARDS, P.W. (1984): The ecology of tropical forest bryophytes. – In: SCHUSTER, R.M. (ed): *New manual*

- of bryology. Vol. 2. – 669 S.; Nichinan (Hattori Bot. Lab.).
- RICHARDS, P.W. (1988): Tropical forest bryophytes. Synusia and strategies. – J. Hattori Bot. Lab., **64**: 1-4.
- RYDIN, H. (1997): Competition among bryophytes. – Advances in Bryology, **6**: 135-168.
- 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.
- SCHUSTER, R.M. (1959): Epiphyllous Hepaticae in the Southern Appalachians. – Bryologist, **62**: 52-55.
- SCHUSTER, R.M. (1966): The Hepaticae and Anthocerotae of North America east of the hundredth meridian. Vol. 1. – XVII + 802 S.; New York (Columbia University Press).
- SCHUSTER, R.M. (1988): Ecology, reproductive biology and dispersal of Hepaticae in the tropics. – J. Hattori Bot. Lab., **64**: 237-269.
- SIEBEL, H. & DURING, H. (2006): Beknöpfe Mosflora van Nederland en België. – 559 S.; Utrecht (KNNV).
- SILLETT, S.C., McCUNE, B., PECK, J.E. & RAMBO, T.R. (2000): Four years of epiphyte colonization in Douglas-fir forest canopies. – Bryologist, **103**: 661-669.
- SJÖGREN, E. (1975): Epiphyllous bryophytes of Madeira. – Svensk Bot. Tidskr., **69**: 217-288.
- SJÖGREN, E. (1978): Bryophyte vegetation in the Azores Islands. – Mem. Soc. Broteriana, **26**: 1-283.
- SJÖGREN, E. (1997): Epiphyllous bryophytes in the Azores Islands. – Arquipélago. Life and Marine Sciences, **15A**: 1-49.
- STONE, D.F. (1989): Epiphyte succession on *Quercus garryana* branches in the Willamette Valley of western Oregon. – Bryologist, **92**: 81-94.
- THIERS, B.M. (1988): Morphological adaptations of the Jungermanniales (Hepaticae) to the tropical rainforest habitat. – J. Hattori Bot. Lab., **64**: 5-14.
- VITT, D.H., OSTAFICHUK, M. & BRODO, I.M. (1973): Follicolous bryophytes and lichens of *Thuja plicata* in western British Columbia. – Can. J. Bot., **51**: 571-580.
- WINKLER, S. (1967): Die epiphyllen Moose der Nebelwälder von El Salvador C.A. – Rev. bryol. lichénol., **35**: 303-369.
- ZHU, R.-L. & SO, M.L. (2001): Epiphyllous liverworts of China. – Beih. Nova Hedwigia, **121**: 1-418.
- ZIPPEL, E. (1998): Die epiphytische Moosvegetation der Kanarischen Inseln. Soziologie, Struktur und Ökologie. – Bryophytorum Bibliotheca, **52**: 1-149.