©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Wachstum und Reproduktion des epiphytischen Laubmooses *Leucodon sciuroides* in der nördlichen Oberrheinebene (Südwestdeutschland)

Matthias Ahrens

Kurzfassung

In einem Gebiet in der nördlichen Oberrheinebene südlich Karlsruhe (Südwestdeutschland) wurden die epiphytischen Vorkommen des diözischen Laubmooses *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. (Leucodontaceae) untersucht. Zusätzlich wurden Herbarproben von *L. sciuroides* bearbeitet, die während des 19. Jahrhunderts im Untersuchungsgebiet an epiphytischen Standorten gesammelt wurden. In 32 aktuellen Beständen und 9 Herbarproben wurde die Länge der Sekundärsprosse und die Frequenz der Sprosse mit asexuellen Diasporen (Bruchästen), Antheridien, Archegonien und Sporophyten bestimmt, wobei 6733 Sprosse untersucht wurden (davon 6055 in den aktuellen Beständen). Das Moos wurde im Gebiet an 108 Bäumen beobachtet, wobei der Verbreitungsschwerpunkt in der Rheinniederung liegt. Im Gegensatz zu anderen Regionen Südwestdeutschlands wächst die Art vor allem im Bereich von Wäldern und nur vereinzelt an freistehenden Bäumen. Bruchäste wurden in etwa 80 % der bearbeiteten aktuellen Bestände nachgewiesen und kamen dabei an 14,5 % aller untersuchten Sprosse vor. Dagegen wurden nur in 46,9 % der heutigen Bestände und an 7,2 % der Sprosse Gametangien beobachtet, wobei Sprosse mit Archegonien deutlich häufiger (n = 267; 4,4 %) als Sprosse mit Antheridien vorkamen (n = 170; 2,8 %). Im Untersuchungsgebiet wurden nur in einem Bestand (an einem Baum) Sporenkapseln festgestellt, wobei es sich gleichzeitig um die einzige nachgewiesene gemischtgeschlechtige Population handelt. *Leucodon*-Sprosse mit weiblichen Gametangienständen sind größer als Sprosse mit männlichen Gametangienständen und bilden häufiger Bruchäste, sie haben daher Konkurrenzvorteile und bessere Ausbreitungsmöglichkeiten. In den untersuchten Beständen wurde eine positive Korrelation zwischen dem Vorkommen von Bruchästen und Gametangien festgestellt. Die Bruchäste können sich aber an kleineren Sprossen bilden. Eine Auswertung der alten Herbarproben und Literaturquellen ergab, dass die Art im Gebiet seit dem 19. Jahrhundert zurückgegangen ist und dass die Häufigkeit der Sporophyten und gemischtgeschlechtigen Bestände deutlich abgenommen hat. In den heutigen Populationen ist die Länge der Sekundärsprosse und die Frequenz der Gametangienstände wesentlich geringer als in den Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert. Als Ursache für diese Veränderungen kommt vor allem eine hohe Belastung mit Luftschadstoffen in Frage. Die Verbreitung von *L. sciuroides* im Gebiet zeigt, dass die heutige Seltenheit der Art stärker von den begrenzten Ausbreitungsmöglichkeiten der Diasporen bestimmt wird als von der Anzahl der geeigneten Habitate.

Abstract

Growth and reproduction of the epiphytic moss *Leucodon sciuroides* in the Northern Upper Rhine Plain (Southwest Germany)

In an area situated in the northern part of the Upper Rhine Plain south of Karlsruhe (Southwest Germany), the epiphytic populations of the dioicous moss *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. (Leucodontaceae) were studied. In addition, herbarium material of *L. sciuroides* from epiphytic habitats collected in the study area during the nineteenth century was examined. In 32 current populations and 9 herbarium specimens the length of the secondary shoots was measured and the frequency of shoots bearing asexual propagules (deciduous branchlets), female and male inflorescences and sporophytes was determined. Altogether, 6733 shoots were studied (6055 from current colonies). The species was found on 108 trees and the records are concentrated in the former floodplain of the river Rhine. In the study area *L. sciuroides* has a distinct preference for well-insolated sites in forests and occurs only occasionally on solitary trees, in contrast to other parts of Southwest Germany. Deciduous branchlets were detected in about 80 % of the 32 current populations, occurring on 14,5 % of the shoots. On the other hand, gametangia were recorded in only 46,9 % of the current colonies and occurred on 7,2 % of the shoots examined. Shoots with perichaetia were more abundant (n = 267; 4,4 %) than shoots bearing perigonia (n = 170; 2,8 %). In the study area, sporophytes were seen in a single colony on the trunk of *Fraxinus excelsior*, which is the only current record of a bisexual population. Secondary shoots of *L. sciuroides* with female inflorescences were longer than shoots with male inflorescences. In addition, a higher proportion of shoots with perichaetia produced deciduous branchlets than of shoots with perigonia. Consequently, female shoots have a greater ability for competition and dispersal relative to males. A positive correlation between the occurrence of gametangia and asexual propagules was observed, but the deciduous branchlets may grow from smaller shoots. An examination of herbarium specimens and literature sources indicated a significant decline of the species and a strong reduction in the frequency of sporophytes and bisexual

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

colonies since the 19th century. In current populations, the secondary shoots are substantially shorter compared to herbarium material collected during the 19th century and the frequency of gametangia is much lower. These changes can apparently be attributed primarily to atmospheric pollution. The distribution pattern of *L. sciuroides* in the study area suggests that the current rarity of the species is determined more strongly by the restricted dispersal capacities of the diaspores than by the number of suitable habitats.

Autor
Dr. Matthias Ahrens, Annette-von-Droste-Hülshoff-Weg 9, D-76275 Ettlingen.

1. Einleitung und Fragestellung

Viele diözische Moose bilden in ihrem gesamten Verbreitungsgebiet oder in Teilen ihres Areals selten Sporenkapseln (bei einigen Arten sind die Sporophyten sogar unbekannt), wofür mehrere Ursachen in Frage kommen (Longton 1990, 1997): 1) Seltenheit der Gametangien, unausgeglichenes Geschlechterverhältnis; 2) räumliche Trennung der weiblichen und männlichen Pflanzen; 3) Abort von Gametangien oder Sporophyten; 4) fehlende Befruchtung. Pflanzen mit weiblichen Gametangien sind bei den meisten diözischen Moosarten deutlich häufiger als Pflanzen mit männlichen Gametangien, obwohl man unter der Annahme einer chromosomalen Geschlechtsbestimmung nach der Meiose unter den Nachkommen ein Geschlechterverhältnis von 1:1 erwarten würde (Longton & Schuster 1983, Longton 1990, Shaw 2000, Bisang & Hedenäs 2005). Wegen des hohen Anteils steriler Sprosse (Sprosse ohne Gametangien) sind die tatsächlichen Geschlechterverhältnisse in Moospopulationen aber selten bekannt. Die Spermatozoide von Moosen können sich normalerweise nur über kurze Distanzen ausbreiten (Longton & Schuster 1983, Longton 1990 und 1997, Shaw 2000). Viele Mooskolonien bestehen aus Klonen, und die räumliche Trennung der männlichen und weiblichen Klone kann die Befruchtung erschweren oder verhindern. Sporophyten sind häufig auf gemischtgeschlechtige Bestände beschränkt.

Diözische Laubmoose, die selten oder nie Sporophyten bilden, entwickeln oft spezialisierte asexuelle Fortpflanzungsorgane (Correns 1899, Longton & Schuster 1983, Longton 1997). Die asexuellen Diasporen werden wegen ihrer Größe zwar seltener als Sporen über weite Entfernungen verfrachtet, keimen aber besser (Miles & Longton 1987 und 1990, Kimmerer 1991b, Hassel & Söderström 1999). Neue Standorte werden daher häufiger durch asexuelle Diasporen als durch Sporen besiedelt. Trotz der großen Bedeutung der asexuellen Reproduktion für Moose liegen bisher kaum quantitative Daten zur Häufigkeit der vegetativen Diasporen bei einzelnen Arten vor. Bei vielen Moosarten wurde ein negativer Zusammenhang zwischen der asexuellen und der sexuellen Reproduktion festgestellt (z.B. Joenje & During 1977, Laaka-Lindberg 2001, Pohjamo & Laaka-Lindberg 2003). Andere Arten entwickeln dagegen asexuelle Diasporen und Gametangien (oder Sporophyten) gleichzeitig (Correns 1899).

Geschlechtsdimorphismus ist bei diözischen Moosen weit verbreitet, wobei die Sprosse mit Antheridien bei den meisten untersuchten Arten kleiner sind als die Sprosse mit Archegonien oder eine geringere Biomasse haben (z.B. Shaw & Gaughan 1993, McLetchie & Puterbaugh 2000, Pohjamo & Laaka-Lindberg 2004). Extremfälle wie Arten mit epiphytisch auf den weiblichen Pflanzen wachsenden Zwergmännchen sind gut bekannt. Moosarten mit geringeren Größenunterschieden zwischen den Geschlechtern wurden dagegen seltener untersucht. Wenn die Sprosse mit Archegonien größer sind, haben sie gegenüber den Sprossen mit Antheridien einen Konkurrenzvorteil, wodurch das Geschlechterverhältnis beeinflusst werden kann. Die Lebermoose *Marchantia inflexa* und *Lophozia ventricosa* var. *silvicola* zeigen geschlechtsspezifische Unterschiede bei der asexuellen Reproduktion (McLetchie & Puterbaugh 2000, Laaka-Lindberg 2001). Damit unterscheiden sich die Ausbreitungsmöglichkeiten der weiblichen und männlichen Pflanzen, was Auswirkungen auf das Geschlechterverhältnis hat.

Wegen der begrenzten Lebensdauer der Bäume ist die Ausbreitung und Etablierung der Diasporen an neuen Baumstämmen für das Überleben epiphytischer Moose von großer Bedeutung (Söderström 1994, Söderström & Herben 1997). Das Verbreitungsmuster und die Häufigkeit vieler Moosarten wird stärker vom begrenzten Ausbreitungs- und Etablierungspotenzial der Diasporen bestimmt als von der Anzahl der geeigneten Habitate (Herben 1994, Söderström & Herben 1997, Söderström & During 2005). Anthropogene Umweltveränderungen können dann zu einem starken Rückgang dieser Arten führen (Longton 1992, Söderström & During 2005).

Seit dem Beginn der industriellen Revolution im

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

19. Jahrhundert bis in die jüngste Zeit war SO_2 in Europa der wichtigste Luftschadstoff. Besonders gegen Ende des 19. Jahrhunderts stieg der SO_2-Gehalt der Luft stark an, ebenso die Belastung mit Schwermetallen, die von Industrieanlagen in die Atmosphäre entlassen wurden. Neuerdings hat der SO_2-Gehalt der Luft in Westeuropa wieder stark abgenommen. In Baden-Württemberg kam es vor allem nach 1985 zu einem drastischen Rückgang der SO_2-Immissionen, und als Folge ist auch der Säuregehalt im Niederschlagswasser deutlich gesunken. Die Schwermetall-Emissionen sind seit den 1980er Jahren ebenfalls rückläufig. Mit dem Absinken der SO_2-Belastung haben luftgetragene Stickstoffverbindungen zunehmend an Bedeutung gewonnen. Stickstoffoxide (NO_x) entstehen bei Verbrennungsprozessen (insbesondere durch den motorisierten Straßenverkehr), und Ammoniak (NH_3) stammt vor allem aus der Landwirtschaft (als Folge der intensiven Tierhaltung). Diese Verbindungen unterliegen luftchemischen Umwandlungen. Die Folgeprodukte (Nitrat-, Ammonium- und Wasserstoff-Ionen) gelangen mit den Niederschlägen in die Ökosphäre, wo sie eutrophierend wirken und den pH-Wert absenken.

Epiphytische Moose reagieren auf Umweltveränderungen, vor allem auf Luftschadstoffe, besonders empfindlich. Bereits im 19. Jahrhundert wurde beobachtet, dass Moose in Städten und im Umkreis von Industrieanlagen zurückgehen. Durch Luftverunreinigungen (vor allem durch SO_2, saure Lösungen, Schwermetalle, NH_3) kann es zu einer direkten Schädigung der Pflanzen kommen (RICHARDSON 1981, FARMER, BATES & BELL 1992, BROWN & SIDHU 1992, GREVEN 1992, LEE et al. 1998, BATES 2000). Andererseits können auch geringe SO_2-Konzentrationen und atmosphärische Säureeinträge das Wachstum von Moosen reduzieren (WINNER 1988, FARMER, BATES & BELL 1992, BATES 2000), ebenso subtoxische Konzentrationen von Schwermetallen (BROWN & SIDHU 1992, HUTTUNEN 2003), Begasungen mit NO_2 (FARMER, BATES & BELL 1992, BATES 2000) und NH_3 (GREVEN 1992) oder eine erhöhte Stickstoffzufuhr über die Atmosphäre (LEE et al. 1998, MITCHELL et al. 2004). Viele Untersuchungen zeigen, dass Luftschadstoffe (besonders SO_2, Säureeinträge, Schwermetalle) die Bildung der Sporophyten hemmen (z.B. DE SLOOVER & LEBLANC 1970, WINNER & BEWLEY 1978, LONGTON 1985, RAEYMAEKERS & GLIME 1986, HUTTUNEN 2003). Die Schadstoffe können auch negative Auswirkungen auf die Entwicklung der Gametangien haben (LONGTON 1985, SAGMO SOLLI et al. 2000, HUTTUNEN 2003).

Unter dem Einfluss von Luftschadstoffen, vor allem durch die SO_2-Belastung und die erhöhten Säureeinträge, kam es in der Vergangenheit in weiten Teilen Europas zu drastischen Veränderungen der epiphytischen Moosvegetation (Rückgang subneutrophytischer, empfindlicher Arten, Zunahme azidophytischer Moose, z.B. GREVEN 1992, SJÖGREN 1995). Als Folge der stark gesunkenen SO_2-Immissionen wird seit den 1990er Jahren eine Wiederausbreitung vieler Epiphyten beobachtet. Wegen der hohen atmosphärischen Stickstoffeinträge nehmen aber vor allem eutrophierungstolerante oder nitrophytische Moose zu (GREVEN 1992, BATES et al. 1997, FRAHM 1998, SAUER 2000, FRANZEN 2001, FRIEDEL & MÜLLER 2004). Dagegen können empfindliche Arten durch die Eutrophierung der Standorte beeinträchtigt werden (MITCHELL et al. 2004, FRANZEN-REUTER & FRAHM 2007).

Das Laubmoos *Leucodon sciuroides* (HEDW.) SCHWÄGR. wächst in lockeren, dem Substrat fest angehefteten Rasen auf der Borke von Laubbäumen und an Felsen oder Mauern. Die kriechenden, stolonenartigen, langen Primärsprosse sind verzweigt und bilden zahlreiche kräftige, vom Substrat abstehende, aufsteigende und bogig gekrümmte, einfache oder wenig verzweigte, bis etwa 10 cm lange Sekundärsprosse. Die Art ist diözisch und die Gametangien kommen an seitenständigen Kurztrieben vor, die den Blattachseln der Sekundärsprosse entspringen. Die Seta ist gerade, erreicht eine Länge von etwa 8–10 mm und trägt eine aufrechte, verlängert eiförmige bis zylindrische Sporenkapsel (LIMPRICHT 1885-1904, MEUSEL 1935). Die vegetative Ausbreitung erfolgt durch Bruchäste, die sich in den oberen Blattachseln der Sekundärsprosse entwickeln. Dabei handelt es sich um kurze, stark verzweigte, kleinblättrige Triebe, die in unterschiedlich lange Stücke zerfallen (CORRENS 1899).

L. sciuroides ist aus Europa, Asien, Nordafrika und Makaronesien (Azoren, Kanarische Inseln, Madeira) bekannt. In Europa kommt das Moos vor allem in den mittleren und südlichen Regionen vor und ist besonders im Laubmischwaldgebiet und im submediterranen Flaumeichengebiet weit verbreitet, die nördlichsten Nachweise liegen in Island und im Norden Fennoskandiens. Die Art bevorzugt in Mitteleuropa montane, niederschlagsreiche Gebiete mit basenreichem Untergrund, reicht in den Alpen vereinzelt bis in alpine Lagen und ist im Mittelmeergebiet mit Ausnahme der tiefgelegenen Regionen häufig. *L.*

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

sciuroides wird durch Luftverunreinigungen stark beeinträchtigt. Seit dem 19. Jahrhundert ist das Moos im gesamten mitteleuropäischen Raum stark zurückgegangen und die Frequenz der Sporophyten hat deutlich abgenommen. In vielen Regionen sind heute keine epiphytischen Vorkommen mehr bekannt. Von Sauer (2000) wird *L. sciuroides* als eine gegenüber Luftschadstoffen empfindliche Art eingestuft (Empfindlichkeitsstufe 4), während Frahm (1998) den Toxitoleranzwert 3 vorschlägt (ziemlich gering toxitolerante, empfindliche Moose).

Die Art ist heute in Baden-Württemberg auch an epiphytischen Standorten noch ziemlich verbreitet, aber in den einzelnen Naturräumen unterschiedlich häufig. Der Schwerpunkt der epiphytischen Vorkommen liegt im Südschwarzwald, auf der Schwäbischen Alb und im Alpenvorland. In der nördlichen Oberrheinebene ist *L. sciuroides* dagegen heute selten, obwohl alte Herbarbelege und Literaturquellen zeigen, dass die Art im 19. Jahrhundert auch in dieser Region häufiger vorkam. Dabei sind aus der Rheinebene nördlich Karlsruhe nur einzelne aktuelle Nachweise bekannt, hier hat die Art zur Zeit wahrscheinlich die größten Verbreitungslücken in Baden-Württemberg (Philippi 2001). In der nördlichen Oberrheinebene liegen die am höchsten mit flechtenschädigenden Luftverunreinigungen (vor allem SO_2 und Säureeinträge) belasteten Gebiete Baden-Württembergs, und die Flechtenflora ist hier am stärksten verarmt (Wirth 1987). Nach Sauer (2000) ist die Schädigung und Verarmung der epiphytischen Moosvegetation in der nördlichen Oberrheinebene zwischen Karlsruhe und Mannheim im Vergleich zu anderen baden-württembergischen Regionen besonders deutlich ausgeprägt.

In dieser Arbeit werden vor allem die folgenden Fragestellungen behandelt: Wie häufig ist *L. sciuroides* im Untersuchungsgebiet, wie groß sind die Vorkommen, und welche Standorte werden besiedelt? Welche Länge erreichen die Sekundärsprosse in den heutigen Beständen und wie hoch sind die Anteile der Sprosse mit Bruchästen, männlichen und weiblichen Gametangienständen und Sporophyten? Haben sich diese Parameter seit dem 19. Jahrhundert verändert? Wie häufig kommen gemischtgeschlechtige Populationen vor? Was ist der Hauptgrund für die heutige Seltenheit der Sporophyten im Gebiet? Erfordert die Bildung der Bruchäste und Gametangien eine bestimmte Mindestgröße der Sprosse? Gibt es einen Antagonismus zwischen der sexuellen und asexuellen Reproduktion? Unterscheidet sich das vegetative Wachstum der Sprosse mit weiblichen und männlichen Gametangienständen? Gibt es geschlechtsspezifische Unterschiede bei der Bildung der asexuellen Diasporen (Bruchäste)? Wird die heutige Verbreitung der Art im Gebiet hauptsächlich durch die Anzahl der geeigneten Habitate bestimmt oder eher durch die Effizienz der Ausbreitung und Etablierung der Diasporen? Das Untersuchungsgebiet wurde wegen des starken Rückgangs von *L. sciuroides* und wegen der hohen Belastung mit Luftschadstoffen ausgewählt.

2. Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Bearbeitungsgebiet liegt in der nördlichen Oberrheinebene südlich Karlsruhe im Nordwesten Baden-Württembergs (Abb. 3). Im Westen und Süden wird das Gebiet durch den Rhein und die Verbindungslinie zwischen den Ortschaften Neuburgweier, Mörsch, Durmersheim, Bietigheim, Muggensturm und Malsch begrenzt. Im Osten wurde die Vorbergzone und der äußerste Westrand des Nordschwarzwalds in das Untersuchungsgebiet eingeschlossen, hier verläuft die Grenzlinie durch die Orte Malsch, Schluttenbach, Spessart, Busenbach, Grünwettersbach, Hohenwettersbach und Karlsruhe-Durlach. Die Linie zwischen Karlsruhe-Durlach, Karlsruhe-Hagsfeld, Karlsruhe-Mühlburg und dem Rheinhafen begrenzt das Gebiet im Norden.

Der Untergrund der Rheinaue (Rheinniederung) wird von kalkhaltigen, meist schluffigen (bis sandigen) Alluvionen gebildet. Allerdings ist der Überflutungsbereich des Rheins heute durch die Flusskorrektion und durch den Bau der Dämme stark eingeengt. Das Hochgestade, eine steile, bis etwa 15 m hohe Kante, bildet die Grenze zwischen Rheinniederung und Niederterrasse. Der Bereich der Niederterrasse (Hardtplatten) wird von trockenen, meist oberflächlich entkalkten Flugsanden geprägt. In dieser Landschaftseinheit dominieren ausgedehnte Waldgebiete. Am Ostrand der Niederterrasse liegt die Kinzig-Murg-Rinne, eine feuchte, mehrere Kilometer breite Senke mit großflächigen Sümpfen und Mooren.

Die Vorbergzone am Westrand des Nordschwarzwalds bildet im Untersuchungsgebiet nur ein schmales, höchstens 2 km breites Band zwischen Karlsruhe-Durlach und Malsch. Der Untergrund besteht hier vor allem aus Schot-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

tern, die meist von kalkhaltigen Lösslehm- und Lössdecken überlagert werden. Der untersuchte Nordwestrand des Nordschwarzwalds liegt im Bereich der Schwarzwald-Randplatten, wobei es sich um Hochflächen handelt, die von den Schichten des Oberen Buntsandsteins gebildet werden. An den Talflanken sind die Ablagerungen des Mittleren Buntsandsteins freigelegt, der auch die steile Bruchstufe zum Oberrheingraben bildet. Südlich und westlich der Alb kommen auf den Hochflächen nur stellenweise dünne Lösslehmdecken vor, die dem Oberen Buntsandstein aufliegen. Nördlich der Alb grenzen die Schwarzwald-Randplatten an den Kraichgau, hier sind mächtige Lösslehm- und Lössdecken weit verbreitet. Zwischen Hohenwettersbach und Karlsruhe-Durlach stehen an mehreren Stellen Ablagerungen des Unteren Muschelkalks an.

Die Meereshöhe reicht von rund 100 m in der Rheinaue bis etwa 400 m am Schwarzwaldrand. Das Untersuchungsgebiet gehört zu den wärmebegünstigten Regionen. In der Rheinebene liegen die Jahresmittel der Lufttemperatur meist zwischen 9,5 und 10,5 °C (mittlere Januartemperatur ca. 0,5–1,5 °C, mittlere Julitemperatur ca. 18,5–19,5 °C). Am Westrand des Schwarzwalds erreicht das Jahresmittel der Lufttemperatur bei einer Meereshöhe von 400 m dagegen nur etwa 8,5 °C. Die mittleren Jahresniederschlagssummen reichen von rund 700–800 mm in der Rheinebene bis etwa 1000 mm am Schwarzwaldrand (Klimadaten in SCHLENKER & MÜLLER 1978 und MÜLLER-WESTERMEIER 1990).

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 Untersuchung der aktuellen Vorkommen

In den Jahren 2005 und 2006 erfolgte im gesamten Bearbeitungsgebiet (Waldflächen, Freiland) eine systematische Suche nach *Leucodon*-Vorkommen. Dabei wurde der untere Teil der Baumstämme bis in eine Höhe von 3 m über dem Boden berücksichtigt. Neben einer allgemeinen Beschreibung der Standorte wurden bei den epiphytischen Vorkommen die Trägerbaum-Arten erfasst, außerdem erfolgten Angaben zur Größe der Bestände (Anzahl der besiedelten Bäume pro Fundstelle; Größe der Fläche (cm²), die *L. sciuroides* pro Baum bis in eine Höhe von 3 m über dem Boden insgesamt einnimmt; falls auch höhergelegene Stammabschnitte besiedelt werden, wurde versucht, zusätzlich die Gesamtfläche zu ermitteln). Bei epilithischen Vorkommen an Mauern wurde die Größe der Fläche (cm²) bestimmt, die *Leucodon* pro Mauer insgesamt bedeckt. In allen Beständen wurde nach Sporenkapseln gesucht.

Zur Bestimmung der Länge der Sekundärsprosse und der Frequenz der Sprosse mit Bruchästen, Antheridien, Archegonien und Sporophyten wurde ein *L. sciuroides*-Bestand (ein Baum) pro Fundstelle untersucht. Wächst das Moos an einer Fundstelle an mehreren benachbarten Bäumen, wurde der Baum mit dem größten Bestand aufgenommen. In der Rheinniederung, die am Rand des Bearbeitungsgebiets liegt, aus der keine alten Herbarproben vorliegen und in der *Leucodon* heute zerstreut vorkommt, wurden als Ausnahme 10 Bäume mit den größten Beständen in den einzelnen Fundgebieten bearbeitet. An drei Fundstellen außerhalb der Rheinniederung, die in der Nähe bereits untersuchter Vorkommen liegen, wurde kein Bestand aufgenommen.

An der Stelle des Stamms, wo die *Leucodon*-Rasen (bis in eine Höhe von 3 m über dem Boden) die größten Flächenanteile bedecken, wurde ein Gitter mit einer Größe von 20 cm x 20 cm und einer regelmäßigen Unterteilung in 5 x 5 = 25 Teilquadrate angelegt. Durch die Schnittpunkte der 6 x 6 Gitterlinien wurden die Sammelpunkte in der Aufnahmefläche festgelegt. Waren die Bestände groß genug, wurden 36 Sammelpunkte pro Bestand untersucht, bei kleineren Beständen weniger (mindestens 4). Bei sehr lückigen Beständen wurde das Gitter an mehreren (2-6) Stellen angelegt. Die Anzahl der untersuchten Sekundärsprosse pro Sammelpunkt war von der Zahl der Sammelpunkte abhängig und lag zwischen 6 und 15. Insgesamt wurden 60-224 Sprosse pro Bestand untersucht. Sprosse mit stärkeren Fraßschäden (abgefressene Blätter, besonders im unteren Teil alter Sprosse), die in einigen Beständen öfters vorkamen, blieben unberücksichtigt. Die Länge aller bearbeiteten Sekundärsprosse wurde im Labor gemessen, außerdem wurde ermittelt, ob an den Sprossen Bruchäste, weibliche oder männliche Gametangienstände und Sporophyten vorkommen. Bei allen untersuchten Beständen wurden die folgenden Daten erhoben: Umfang des Baumstamms in einer Höhe von 1,5 m über dem Boden; Höhe des von *Leucodon* besiedelten Stammabschnitts über dem Boden; Höhe der Aufnahmefläche über dem Boden; Exposition und Neigung der Aufnahmefläche.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

2.3 Untersuchung der Herbarproben, statistische Auswertung

Bearbeitet wurden alle Herbarproben von *L. sciuroides*, die sich in den Sammlungen des Staatlichen Museums für Naturkunde Karlsruhe (KR) befinden und während des 19. Jahrhunderts im Untersuchungsgebiet an epiphytischen Standorten gesammelt wurden. Falls die Proben groß genug waren, wurden 100 Sekundärsprosse von *L. sciuroides* pro Herbarbeleg untersucht, bei kleineren Proben alle Sprosse ohne Beschädigungen (kleinster Wert: 41 Sprosse). Bei allen bearbeiteten Sekundärsprossen wurde die Länge gemessen. Außerdem wurde festgestellt, ob an den Sprossen Bruchäste, männliche oder weibliche Gametangienstände und Sporophyten vorkommen.

Die Häufigkeitsverteilungen der Länge der Sekundärsprosse von *L. sciuroides* sind in den untersuchten aktuellen Beständen und Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert fast immer deutlich asymmetrisch (Abschnitt 3.5). Daher wurden keine arithmetischen Mittelwerte der Sprosslängen, sondern Medianwerte und Perzentile berechnet. Das x-te Perzentil (P_x) schneidet die unteren x % der Verteilungen ab, d. h. unterhalb des x-ten Perzentils liegen x % aller Messwerte eines Bestands oder einer Probe. Neben den Medianwerten (den 50. Perzentilen, P_{50}) wurden bei allen aktuellen Beständen und alten Herbarproben auch die 10., 25., 75. und 90. Perzentile (P_{10}, P_{25}, P_{75}, P_{90}) berechnet und die Extremwerte (Minimalwerte, Maximalwerte) ermittelt. Diese statistischen Kennwerte der Häufigkeitsverteilungen der Sprosslänge wurden in Blockdiagrammen (Boxplots) graphisch dargestellt, die in Abb. 1 erläutert werden. Die Strecke, welche durch die Länge der Balken bestimmt wird, enthält die Hälfte der Messwerte (Streubereich für die mittleren 50 % aller Werte, begrenzt durch P_{25} und P_{75}). Der Querstrich im Inneren der Balken bezeichnet den Medianwert (P_{50}). Die Strecke zwischen den Enden der Fortsätze, die auf beiden Seiten aus den Balken ragen, enthält 80 % der Messwerte (Streubereich für die mittleren 80 % aller Werte, begrenzt durch P_{10} und P_{90}). Die Extremwerte (Minimal- und Maximalwerte) wurden in den Blockdiagrammen als Punkte dargestellt.

3. Ergebnisse

3.1 Aktuelle Verbreitung von *L. sciuroides* im Untersuchungsgebiet, Größe der Vorkommen

L. sciuroides hat im Gebiet einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt in den Waldgebieten der Rheinniederung. In dieser Region ist das Moos zerstreut, einzelne Fundgebiete lassen sich hier kaum voneinander abgrenzen. Außerhalb der Rheinniederung ist die Art dagegen heute sehr selten, wobei 25 Fundstellen mit epiphytischen Beständen bekannt sind. Diese Vorkommen liegen in der Kinzig-Murg-Rinne (13 Fundorte), in der angrenzenden Vorhügelzone (3 Fundorte) und in den benachbarten Randgebieten des Nordschwarzwalds (8 Fundorte). Im Bereich der Niederterrasse (Hardtplatten), die große Flächenanteile des Untersuchungsgebiets einnimmt, wurde *L. sciuroides* nur einmal am Rand der Kinzig-Murg-Rinne beobachtet. Im untersuch-

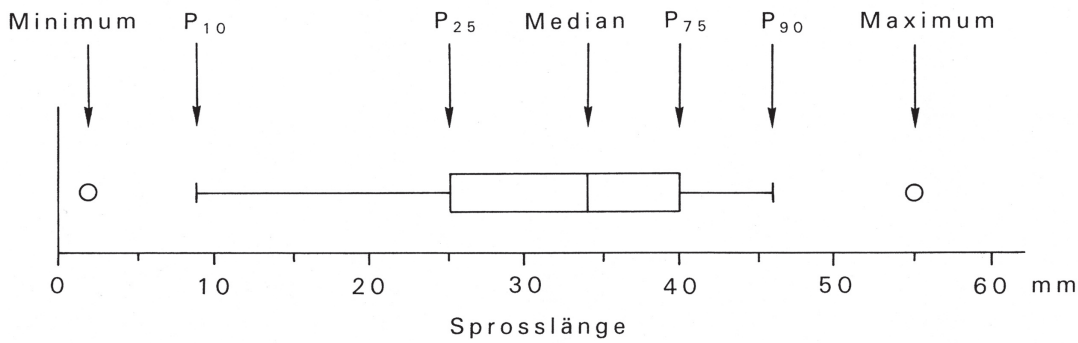

Abbildung 1. Länge der Sekundärsprosse von *Leucodon sciuroides* (mm) in Herbarprobe G (Tabelle 1). Blockdiagramm (Boxplot) mit dem Medianwert (P_{50}), der Variationsbreite (Differenz zwischen Maximal- und Minimalwert) und dem 10., 25., 75. und 90. Perzentil (P_{10}, P_{25}, P_{75}, P_{90}). Insgesamt wurden n = 100 Sprosse untersucht.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

ten Gebiet konnte das Moos an insgesamt 108 Bäumen nachgewiesen werden. Dabei wachsen 65 Bäume (60,2 %) in der Rheinniederung, 26 (24,1 %) in der Kinzig-Murg-Rinne (einschließlich Randgebiet der Niederterrasse) und 17 (15,7 %) in der Vorhügelzone und im Randbereich des Nordschwarzwalds.
Die meisten Bestände sind klein. An 18 von 25 aktuellen Fundstellen außerhalb der Rheinniederung (72 %) wurde *L. sciuroides* nur an einem Baum beobachtet, an drei Fundorten an zwei Bäumen (12 %) und an zwei Fundorten an vier Bäumen (8 %). Nur an jeweils einem Fundort (4 %) werden fünf oder sechs Bäume besiedelt. An 94 von 108 Bäumen mit *Leucodon*-Vorkommen (87 %) war die Fläche, die das Moos pro Baum insgesamt einnahm, kleiner als 1000 cm² (= 10 dm²; Abb. 2).

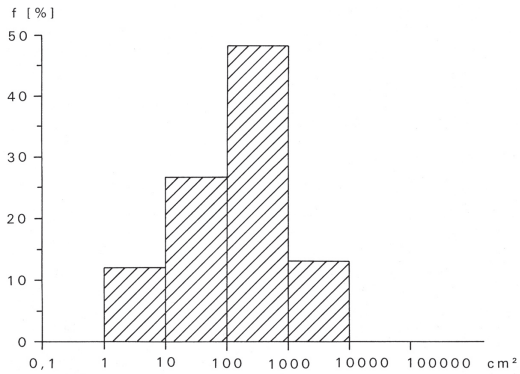

Abbildung 2. Größe der aktuellen epiphytischen *Leucodon sciuroides*-Vorkommen im Untersuchungsgebiet (Ausdehnung der von *Leucodon* insgesamt eingenommenen Fläche (cm²) pro Baum). Im Gebiet wurde das Moos an n = 108 Bäumen beobachtet.

Epilithische *L. sciuroides*-Bestände sind im Gebiet sehr selten. Insgesamt wurden nur zwei Vorkommen an älteren Mauern im Bereich der Kinzig-Murg-Rinne beobachtet. Dabei war an einer Fundstelle ein großer Bestand entwickelt, der etwa 5 m² umfasste.
Eine Liste der aktuellen *L. sciuroides*-Vorkommen mit Angaben zur Größe der Bestände findet sich im Anhang.

3.2 Herkunft der Herbarproben

Insgesamt wurden 9 Herbarproben von *L. sciuroides* untersucht, die im 19. Jahrhundert im Bearbeitungsgebiet gesammelt wurden (Tab. 1). Bei zwei Proben ist eine genaue Zuordnung der Fundorte nicht möglich. Die Fundstellen der übrigen Herbarbelege liegen im Bereich der Niederterrasse (Hardtplatten) und der Kinzig-Murg-Rinne.

3.3 Ökologie von *L. sciuroides* an epiphytischen Standorten

Die epiphytischen *L. sciuroides*-Bestände wurden im Untersuchungsgebiet ganz überwiegend an aufgelichteten Stellen im Bereich von Laubwäldern beobachtet, vor allem an Waldrändern (oder in der Nähe der Waldränder), an Wegen und Pfaden, an Schneisen, in denen breite Gräben oder Stromleitungen verlaufen, am Rheindamm, der ebenfalls eine breite Schneise bildet, und in Waldflächen, die durch die Nutzung (Nieder- und Mittelwaldwirtschaft) aufgelichtet wurden. Stellenweise besiedelt das Moos auch lichtreiche Standorte am Ufer von Weihern im Bereich von Wäldern und am Altrhein-Ufer in der Rheinaue. Dabei wächst *L. sciuroides* im Gebiet vor allem in den grundfeuchten bis frischen Laubwäldern der ehemaligen Rheinaue und der Kinzig-Murg-Rinne. Im Randgebiet des Nordschwarzwalds wurde die Art auch in grundfeuchten Laubwäldern in Bachtälern beobachtet. Bevorzugt werden etwas luftfeuchte Standorte. Insgesamt wurde *L. sciuroides* im Gebiet an 108 Bäumen beobachtet, wobei 93 Bäume (86,1 %) an aufgelichteten Stellen im Bereich von Wäldern und an Waldrändern stocken.
An einer Fundstelle wächst das Moos an Bäumen, die am Straßenrand in einer luftfeuchten Parkanlage am Ufer der Alb am Rand des Siedlungsbereichs stehen (6 von insgesamt 108 Bäumen; 5,6 %). *Leucodon*-Bestände an freistehenden Bäumen sind im Gebiet selten, sie wurden vereinzelt an *Malus domestica* und *Juglans regia* in Streuobstwiesen festgestellt (9 von insgesamt 108 Bäumen; 8,3 %). Ein Teil dieser Vorkommen in Streuobstwiesen liegt an luftfeuchten Stellen in der unmittelbaren Nähe von Waldrändern (4 von 9 Bäumen).
L. sciuroides wächst an Laubbäumen mit basenreicher Borke. Im Untersuchungsgebiet sind *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra* ssp. *nigra*, *Quercus petraea* und *Populus* x *canadensis* die häufigsten Trägerbäume (Tab. 2). Meistens kommt das Moos an etwas geneigten Stellen am Mittelstamm älterer Bäume mit rissiger Borke vor, wobei im Gebiet die SE–S–SW–W-exponierten, der Sonneneinstrahlung stärker ausgesetzten Seiten der Stämme bevorzugt werden, die

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 1. Funddaten der bearbeiteten Herbarproben von *Leucodon sciuroides*. In der letzten Spalte wird die Anzahl der untersuchten Sprosse (n) angegeben. Alle Proben befinden sich in KR.

Probe	TK 25	Fundort	Meeres-höhe (m)	Geologie	Naturraum	Stand-ort	Träger-baum	Sammel-datum	Sammler	Anzahl Sprosse (n)
A	6916 SW oder 6916 SE	Hardtwald bei Karlsruhe	115	Sand	Niederterrasse	Wald	*Quercus*	05.1858	W. Bausch	54
B	7016 SW	Hürstbuckel N Malsch	120	Sand	Niederterrasse	Wald	*Quercus*	05.1860	J. v. Stengel	58
C	7016 SW	Hürstbuckel N Malsch	120	Sand	Niederterrasse	Wald	*Quercus*	05.1865	J. v. Stengel	67
D	7016 SW oder 7015 SE	Lache im Hardtwald N oder NW Malsch	120	Quartär	Niederterrasse oder Kinzig-Murg-Rinne	Wald	*Populus*	04.1853	J. v. Stengel	100
E	6916 SE	Karlsruhe-Oststadt, Wald hinter Gottesaue	115	Alluvionen	Kinzig-Murg-Rinne	Wald	?	1800–1870	?	41
F	7016 NE oder 7016 NW	Durlacher Wald bei Karlsruhe	115	Alluvionen	Kinzig-Murg-Rinne	Wald	?	04.12.1888	A. Kneucker	100
G	7016 SW	Buchzig S Bruchhausen	115	Alluvionen	Kinzig-Murg-Rinne	Wald	*Quercus*	03.1865	J. v. Stengel	100
H	6916 SW oder 6916 SE ?	Bei Karlsruhe	115	Alluvionen oder Sand	Rheinebene	?	*Populus*	06.03.1892	W. Baur	100
I	7016 NE oder 6916 SE	Karlsruhe-Durlach	?	?	?	?	?	1785–1870	?	58

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 2. Trägerbäume von *Leucodon sciuroides* im Untersuchungsgebiet. Insgesamt wurde die Art an n = 108 Bäumen beobachtet.

Trägerbaum	Frequenz in %
Acer campestre	27,8
Fraxinus excelsior	17,6
Populus nigra ssp. *nigra*	12,0
Quercus petraea	11,1
Populus x *canadensis*	10,2
Malus domestica	7,4
Acer platanoides	5,6
Populus nigra ssp. *pyramidalis*	1,9
Salix alba	1,9
S. fragilis s.l.	0,9
Juglans regia	0,9
Quercus robur	0,9
Ulmus minor	0,9
Acer pseudoplatanus	0,9

schneller austrocknen. Teilweise siedelt die Art unterhalb von Stammgabelungen und Astansätzen, wo bei Niederschlägen Stammablaufwasser herabläuft, ebenso im Bereich von Abflussrinnen im Stamm. Vereinzelt wurden auch Vorkommen am Grund der Stämme und an schrägen bis ± waagrechten Stellen dicker Äste beobachtet. Die Bestände sind fast immer lückig; dichte, hochwüchsige und ausgedehnte *Leucodon*-Populationen fehlen im Gebiet nahezu vollständig.
Die Etiketten der alten *L. sciuroides*-Herbarproben enthalten nur spärliche Angaben zum Standort (Habitat) der Pflanzen (Tab. 1). Sieben von neun untersuchten Belegen wurden im Bereich von Wäldern gesammelt. Als Trägerbäume werden Eichen (4x) und Pappeln (2x) genannt. Bei einer Probe fehlen Standortsangaben.

3.4 Fundstellen und ökologische Charakterisierung der bearbeiteten *Leucodon*-Bestände

Insgesamt wurden im Gebiet 32 epiphytische *L. sciuroides*-Bestände untersucht, wobei die Länge der Sekundärsprosse und die Frequenz von Sprossen mit Bruchästen, Antheridien, Archegonien und Sporophyten bestimmt wurde. Abbildung 3 zeigt die Lage dieser 32 untersuchten Bäume. Dabei stehen 13 Bäume in der Kinzig-Murg-Rinne und 9 Bäume in der Vorhügelzone und im Randbereich des Nordschwarzwalds. In diesen beiden Regionen wurden damit rund 50 % der hier festgestellten Bäume mit *Leucodon*-Vorkommen bearbeitet. In der Rheinniederung, die am Rand des Untersuchungsgebiets liegt und aus der keine älteren Herbarbelege bekannt sind, wurden 10 Bäume bearbeitet (etwa 15 % der Bäume mit *L. sciuroides*-Beständen).
In den Tabellen 3-4 werden die Funddaten aller 32 untersuchten *Leucodon*-Vorkommen zusammengefasst, ebenso im Gelände erhobene Daten zur Charakterisierung der Standorte. Außerdem werden die folgenden Parameter aufgeführt: Größe der bearbeiteten Bestände, Anzahl der Sammelpunkte pro Bestand und Anzahl der untersuchten Sprosse pro Bestand.

3.5 Länge der Sprosse, Vorkommen von Bruchästen

Die Häufigkeitsverteilung der Länge der Sekundärsprosse von *L. sciuroides* ist in den untersuchten aktuellen Beständen und Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert fast immer asymmetrisch und linkssteil. Beispiele der Verteilungen werden in Abb. 4 gezeigt, wobei zwei aktuelle Bestände und zwei alte Herbarproben ausgewählt wurden. In den aktuellen *L. sciuroides*-Beständen ist die Länge der Sekundärsprosse wesentlich geringer als in den Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert (Abb. 5). Die Medianwerte der Sprosslängen liegen bei 8 von 9 untersuchten alten Herbarproben zwischen 27 und 38 mm (Probe I weicht stark ab, Median = 8 mm), in 31 von 32 bearbeiteten aktuellen Beständen dagegen zwischen 3 und 18 mm (davon abweichend Bestand 2, Median = 26 mm). Das bedeutet, bei 8 von 9 alten Herbarproben liegt die Mehrheit der Messwerte über 25 mm und in 31 von 32 aktuellen Beständen unter 20 mm. Bei den alten Herbarproben reichen die 25. Perzentile von 11 bis 26 mm (Probe I: 3 mm) und die 75. Perzentile von 33 bis 44 mm (Probe I: 18 mm). In den aktuellen Beständen erreichen die 25. Perzentile dagegen Werte zwischen 3 und 12 mm (Bestand 2: 15 mm) und die 75. Perzentile Werte zwischen 5 und 29 mm (Bestand 2: 34 mm). Unterschiede lassen sich auch bei der maximalen Länge der Sekundärsprosse erkennen. Die Maximalwerte schwanken bei den alten Herbarproben zwischen 36 und 69 mm und in den aktuellen Beständen zwischen 11 und 58 mm. In 15 von 32 aktuellen *Leucodon*-Beständen sind sogar alle gemessenen Werte kleiner als der überwiegende Teil der Messwerte in 8 von 9 alten Herbarproben (ohne Probe I).
Sprosse mit Bruchästen wurden in den aktuellen *Leucodon*-Beständen seltener nachgewiesen als in den alten Herbarproben (Abb. 6). In allen 9 Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert kamen Bruchäste vor. Insgesamt wurden 678

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 3. Funddaten und Angaben zum Wuchsort der 32 bearbeiteten epiphytischen *Leucodon sciuroides*-Bestände.

Bestand	TK 25	Fundort	Meeres-höhe (m)	Geologie	Wuchsort
1	6915 SE	Großgrund W Karlsruhe-Daxlanden, südwestlicher Teil	105	Alluvionen	Laubwald, am Wegrand
2	7015 NE	Rappenwört SW Karlsruhe-Daxlanden, SW Ententeich	105	Alluvionen	Aufgelichteter Laubwald
3	7015 NE	Mähdschlägle/Kastenwört NW Forchheim, am Altrhein	110	Alluvionen	Aufgelichteter Auenwald am Altrheinufer
4	7015 NE	Bruchgrund/Kastenwört NW Forchheim	110	Alluvionen	Laubwald, am Wegrand
5	7015 NE	Mähdschlägle/Kastenwört NW Forchheim, äußerer Rheindamm	110	Alluvionen	Laubwald, an einer Schneise (Rheindamm)
6	7015 NE	Mähdschlägle/Kastenwört NW Forchheim, NW Federbach	110	Alluvionen	Laubwald, am Wegrand
7	7015 NE	Mähdschlägle/Kastenwört NW Forchheim, südlicher Teil	110	Alluvionen	Aufgelichteter Laubwald (Mittelwald)
8	7015 NE	Kastenwört N Forchheim, Fritschlach	110	Alluvionen	Laubwald, am Wegrand
9	7015 NE	Bleisenschlag/Kastenwört N Forchheim	105	Alluvionen	Lichter Laubwald (Mittelwald)
10	7015 NE	Staudengarten NE Neuburgweier, am Tankgraben	105	Alluvionen	Streuobstwiese
11	6916 SE	Elfmorgenbruch E Karlsruhe-Rintheim, Nachtweide	115	Alluvionen	Waldrand, am Rand eines Grabens
12	7016 NW	Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, Oberholzgraben	115	Alluvionen	Lichter *Salix alba*-Bestand am Teichufer am Waldrand
13	7016 NW	Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, W Hertelgraben	115	Alluvionen	Laubwald nahe Waldrand, am Wegrand
14	7016 NW	Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, Eisenbahnlinie	115	Alluvionen	Lichter *Salix alba*-Bestand am Teichufer nahe Waldrand
15	7016 NW	Fautenbruch/Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock	113	Alluvionen	Lichter *Populus*-Bestand im Laubwald
16	7016 NW	Fautenbruch/Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock	112	Alluvionen	Laubwald in Waldrandnähe
17	7016 NE	Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock, N Hausengraben	115	Alluvionen	Aufgelichteter Laubwald
18	7016 NE	Rißnert E Karlsruhe-Rüppurr, am Scheidgraben	115	Alluvionen	Laubwald, an einer Schneise (Weg und Graben)
19	7016 NE	Hägenichgraben E Karlsruhe-Rüppurr	115	Alluvionen	Waldrand
20	7016 NE	Hägenichgraben SE Karlsruhe-Rüppurr, Hirschquelle	115	Alluvionen	Waldrand
21	7016 NW	Seebruch NW Ettlingen	115	Alluvionen	Laubwald, am Wegrand
22	7016 SW	Lindenhart N Malsch	120	Sand, Kies	Waldrand
23	7115 NE	Federbach im „Bruch“ SW Malsch	120	Alluvionen	Streuobstwiese am Bach in Waldrandnähe
24	7016 NE	Grünberg N Hohenwettersbach	240	Löss/Muschelkalk	Streuobstwiese in Waldrandnähe
25	7016 NE	Grünberg N Hohenwettersbach	230	Löss/Muschelkalk	Streuobstwiese
26	7016 NE	Bergwald W Grünwettersbach, Schneise der Stromleitung	320	Buntsandstein	Waldrand
27	7016 NE	Pfeiler SW Grünwettersbach	300	Löss/Buntsandstein	Streuobstwiese
28	7016 SE	Wingertlen NW Busenbach	285	Löss/Buntsandstein	Streuobstwiese
29	7016 SE	Kehr N Spessart	320	Buntsandstein	Waldrand
30	7016 SW	Beierbach-Tal am Trinkrain NE Schluttenbach	300	Buntsandstein	Lichter *Populus*-Bestand am Bach, nahe Waldrand
31	7016 SW	Vorhecke NE Sulzbach	200	Buntsandstein	Waldrand
32	7116 NW	Farlickwiese NE Malsch	170	Lösslehm	Streuobstwiese in Waldrandnähe

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Tabelle 4. Ökologische Charakterisierung und Größe der 32 untersuchten epiphytischen *Leucodon sciuroides*-Bestände, Anzahl der Sammelpunkte und der untersuchten Sprosse pro Bestand. Die Angabe „X“ bedeutet, dass Exposition und Neigung in der Untersuchungsfläche stark wechseln.

Bestand	Trägerbaum	Stamm-umfang (m)	Bestandesgröße (cm²)	Höhe *Leucodon* (m)	Höhe Aufnahme-fläche (m)	Exposition	Neigung (°)	Anzahl Punkte	Anzahl Sprosse (n)
1	*Fraxinus excelsior*	1,47	2500 (> 3 m Höhe: 7500)	0,15– (4,0–5,0)	2,10–2,30	S–SW	80	36	216
2	*Fraxinus excelsior*	2,02	2000–2500 (> 3 m Höhe: 10000–15000)	1,00–5,00	2,20–2,50	S–SE	70–75	36	216
3	*Populus nigra* ssp. *nigra*	3,85	1000–1500	0,47–1,95	0,90–1,20	S–SW	80	36	216
4	*Populus nigra* ssp. *pyramidalis*	2,02	8000–10000 (bis 4–5 m Höhe)	0,15– (4,0–5,0)	0,75–0,95	SW–S–SE	70–80	36	216
5	*Populus nigra* ssp. *nigra*	2,52	1500–2000	0,70– (3,0–4,0)	1,14–1,34	SW–W	75	36	216
6	*Ulmus minor*	0,95	600	0,38–1,80	1,03–1,23	SE–S	70–75	36	216
7	*Acer pseudoplatanus*	1,56	1500–2000 (> 3 m Höhe: 10000–20000)	1,25–>5,0	2,20–2,50	SE–E	75–85	36	216
8	*Acer campestre*	1,33	150–200	0,25–0,80	0,27–0,78	SE–S–SW	70–85	33	198
9	*Fraxinus excelsior*	1,80	600	0,70–2,55	2,02–2,44	S–SE	80–85	36	216
10	*Malus domestica*	1,01	15	1,60–1,76	1,62–1,76	X	X	14	98
11	*Populus* x *canadensis*	3,30	700–800	0,50–2,60	2,20–2,45	S	80–90	36	216
12	*Salix alba*	1,87	12	1,81–1,86	1,81–1,86	W	85	4	60
13	*Acer campestre*	1,10	300 (bis 3–4 m Höhe)	0,95– (3,0–4,0)	2,30–2,70	SW–W	75–85	31	217
14	*Salix fragilis* s.l.	0,70	300	0,85–1,15	0,86–1,13	E–SE	65–70	34	204
15	*Populus* x *canadensis*	2,7	300–400	0,75–3,0	1,60–1,80	SW–S	75–80	21	210
16	*Populus* x *canadensis*	1,70	100–200	0,90–1,83	1,55–1,83	SW–W	70–80	27	216
17	*Populus* x *canadensis*	3,50	1000–1500 (bis 3–4 m Höhe)	1,05– (3,0–4,0)	1,05–2,10	SE–S	70–80	32	204
18	*Populus nigra* ssp. *pyramidalis*	3,50	600	0,45–2,0	0,80–1,15	S–SW–W	60–100	36	216
19	*Acer campestre*	1,46	2500–5000 (bis 4–5 m Höhe)	0,70– (4,0–5,0)	1,46–1,76	SW–W	70–75	36	216
20	*Acer campestre*	1,80	100 (–200)	0,40–0,73	0,43–0,70	SW–W	70–75	22	198
21	*Quercus robur*	0,69	50	1,45–1,55	1,45–1,55	NE–E	80	7	105
22	*Quercus petraea*	3,90	50	1,65–1,90	1,65–1,90	E–SE	80–85	7	105
23	*Juglans regia*	1,42	255	0,12–0,43	0,20–0,40	SE	80	17	170
24	*Malus domestica*	1,29	400	0,00–0,35	0,05–0,32	SE–S–SW	70–80	32	224
25	*Malus domestica*	1,20	305	0,40–1,20	0,40–0,90	SW	55–65	30	210
26	*Quercus petraea*	2,25	600	0,25–0,92	0,35–0,75	S–SE	65–80	36	216
27	*Malus domestica*	1,60	580	0,07–0,53	0,14–0,43	SE	60–70	36	216
28	*Malus domestica*	1,20	70	1,34–1,50	1,35–1,50	S–SE	45–60	12	120
29	*Quercus petraea*	2,82	100	0,70–1,70	1,10–1,53	SW	85–100	36	216
30	*Populus* x *canadensis*	1,27	8	1,52–1,59	1,53–1,57	S	80	4	60
31	*Quercus petraea*	3,10	300–400	0,85– (2,5–3,0)	0,85–1,65	S–SW	80	36	216
32	*Malus domestica*	1,27	1600 (–1700)	0,05–2,10	0,90–1,94	NE–E–SE	75–80	36	216

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

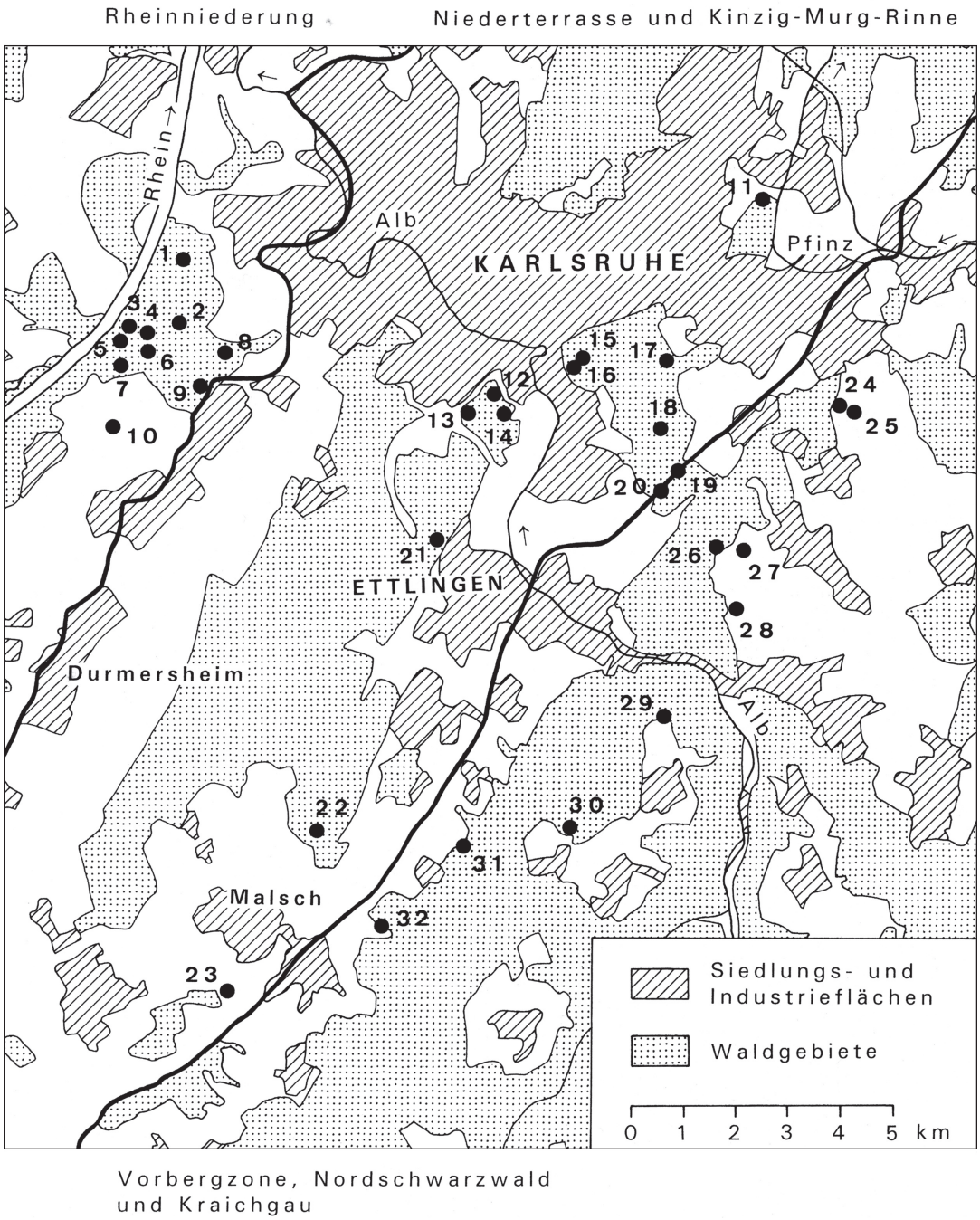

Abbildung 3. Lage der 32 untersuchten aktuellen *Leucodon sciuroides*-Bestände. Dicke Linien: Grenzlinie zwischen Rheinniederung und Niederterrasse (Hochgestade) und Grenze zwischen Kinzig-Murg-Rinne und Vorhügelzone.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

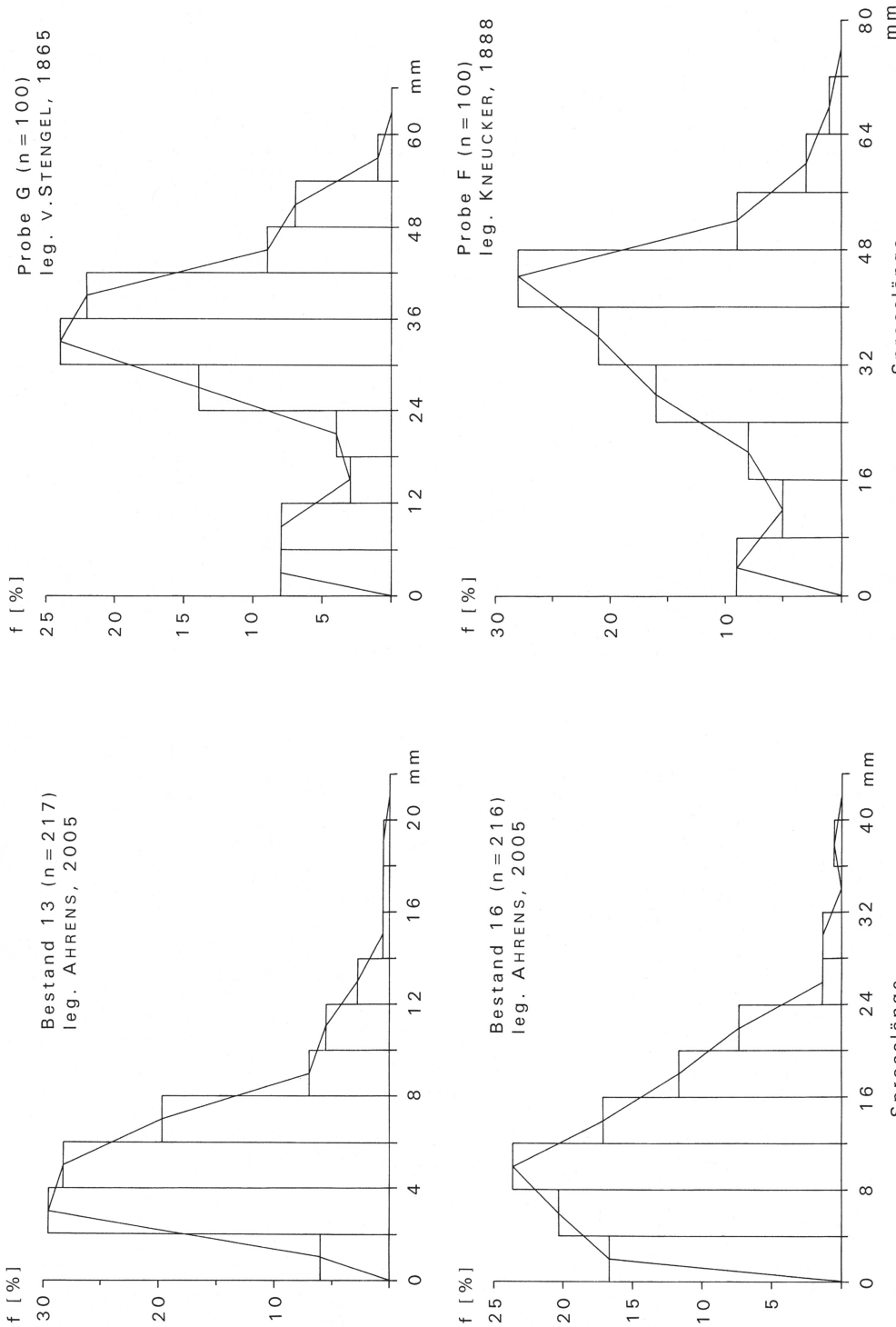

Abbildung 4. Häufigkeitsverteilung der Länge der Sekundärsprosse von *Leucodon sciuroides* (mm) in zwei aktuellen Beständen und in zwei Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert. Alle Pflanzen stammen von epiphytischen Standorten im Untersuchungsgebiet. n = Anzahl der untersuchten Sprosse. Genauere Angaben zu den Fundorten finden sich in den Tabellen 1 und 3-4.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

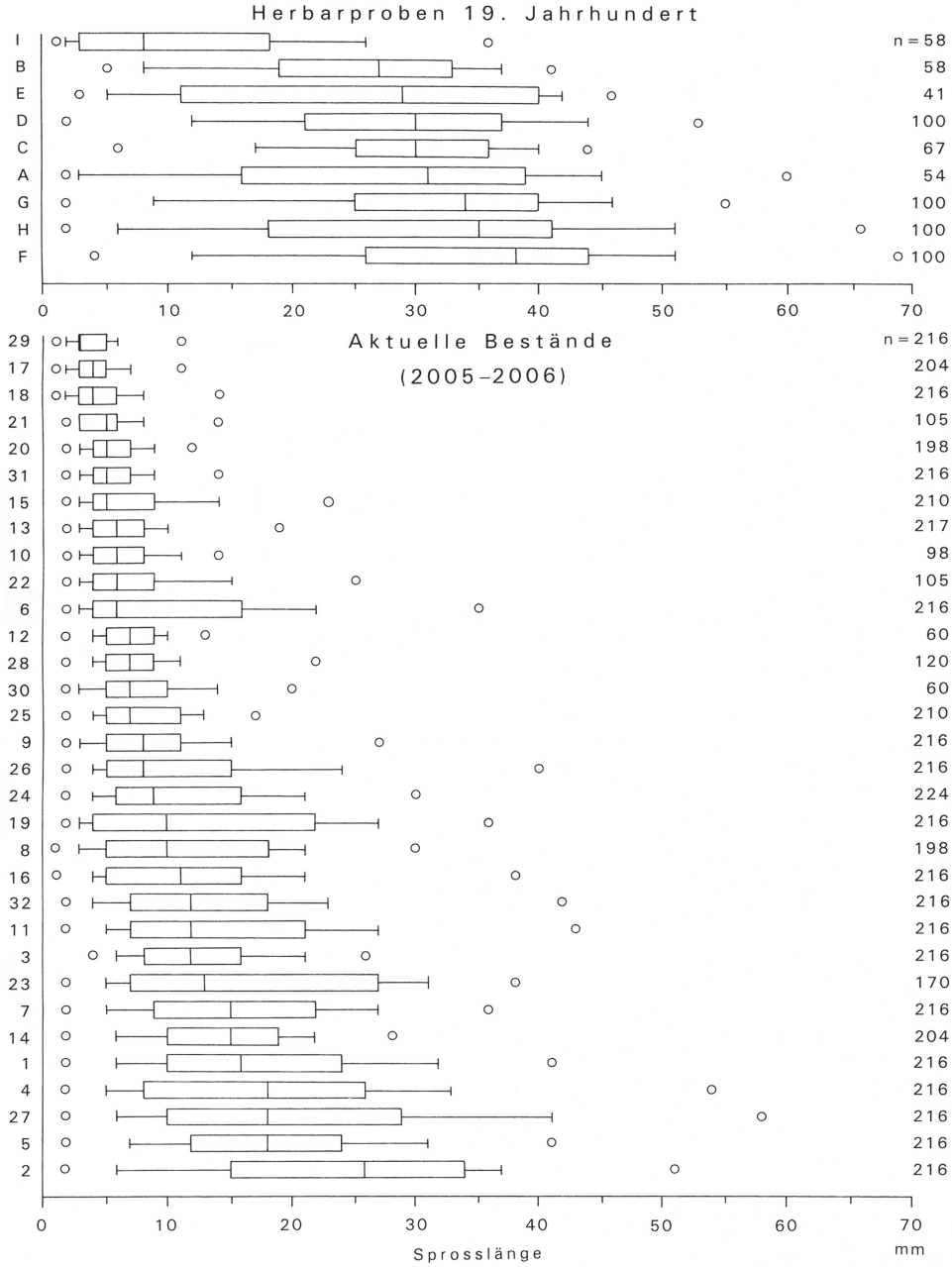

Abbildung 5. Länge der Sekundärsprosse von *Leucodon sciuroides* (mm) in 9 Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert (oben) und in 32 aktuellen Beständen (unten). Blockdiagramme (Boxplots) mit Medianwerten, Variationsbreiten (Minimal- und Maximalwerte) und Perzentilen (P_{10}, P_{25}, P_{75}, P_{90}), vergleiche Abb. 1. Alle Pflanzen stammen von epiphytischen Standorten im Untersuchungsgebiet. Zahlen am linken Rand: Nummer der Probe oder des Bestands (die Funddaten werden in den Tabellen 1 und 3–4 zusammengefasst). Zahlen am rechten Rand: n = Anzahl der untersuchten Sprosse.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

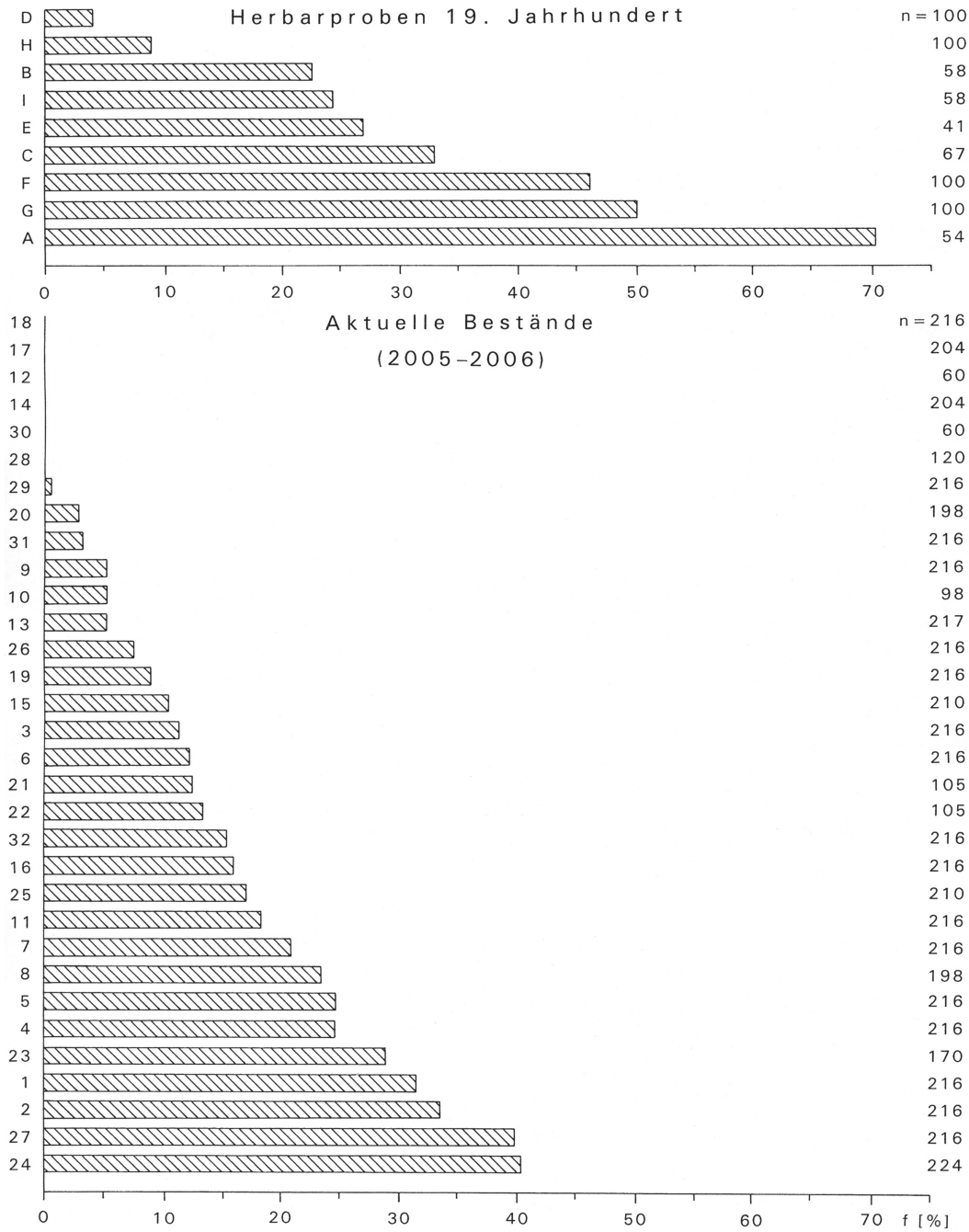

Abbildung 6. Prozentualer Anteil der Sprosse von *Leucodon sciuroides* mit Bruchästen in 9 Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert (oben) und in 32 aktuellen Beständen (unten). Alle Pflanzen stammen von epiphytischen Standorten im Untersuchungsgebiet. Zahlen am linken Rand: Nummer der Probe oder des Bestands (Funddaten in den Tabellen 1 und 3-4). Zahlen am rechten Rand: n = Anzahl der untersuchten Sprosse.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Sprosse untersucht, und an 207 Sprossen fanden sich Bruchäste (30,5 %). Dagegen wurden nur in 26 von 32 aktuellen Beständen Bruchäste beobachtet, das entspricht 81,3 %. Insgesamt wurden hier 6055 Sprosse untersucht, wobei an 879 Sprossen Bruchäste vorkamen (14,5 %). Die prozentuale Frequenz der Sprosse mit Bruchästen liegt in den einzelnen Herbarproben zwischen 4,0 und 70,4 % und in den einzelnen aktuellen Beständen zwischen 0,0 und 40,2 %. Nur in 9 von 32 aktuellen Beständen erreichte der Prozentanteil der Sprosse mit Bruchästen Werte über 20 %, dagegen in 7 von 9 alten Herbarproben.

Die Bruchäste kommen ganz überwiegend an längeren Sprossen vor (Abb. 7). In den 32 untersuchten aktuellen Beständen liegen die Medianwerte der Sprosslängen bei 7 mm (Sprosse ohne Bruchäste, n = 5176) und bei 21 mm (Sprosse mit Bruchästen, n = 879). Dabei reichen die Streubereiche für die mittleren 50 % aller Messwerte von 4 bis 13 mm (Sprosse ohne Bruchäste) und von 14 bis 29 mm (Sprosse mit Bruchästen). Die Mehrheit der untersuchten Sprosse mit Bruchästen ist länger als 19 mm, der überwiegende Teil der gemessenen Sprosse ohne Bruchäste dagegen kürzer als 9 mm.

3.6 Gametangienstände und Sporophyten

In den untersuchten aktuellen *Leucodon*-Beständen kamen Sprosse mit Gametangienständen weitaus seltener vor als in den Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert, gleichzeitig war die Frequenz gemischtgeschlechtiger Populationen (Vorkommen von Sprossen mit Archegonien und Antheridien in einem Bestand) viel geringer (Abb. 8). Sowohl in den bearbeiteten heutigen Beständen als auch in den alten Herbarproben wurden Sprosse mit Archegonien häufiger beobachtet als Sprosse mit Antheridien. In allen 9 Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert kamen Sprosse mit Archegonien vor, und in 4 Proben wurden zusätzlich Pflanzen mit Antheridien nachgewiesen (44,4 %). Dabei wurden insgesamt 678 Sprosse untersucht. Weibliche Gametangienstände fanden sich an 352 Sprossen (51,9 %), männliche nur an 22 Sprossen (3,3 %). Damit waren 374 Sprosse (55,2 %) fertil. Die Prozentanteile der Sprosse mit Archegonien liegen in den einzelnen Herbarproben zwischen 8,6 und 70,1 %, wäh-

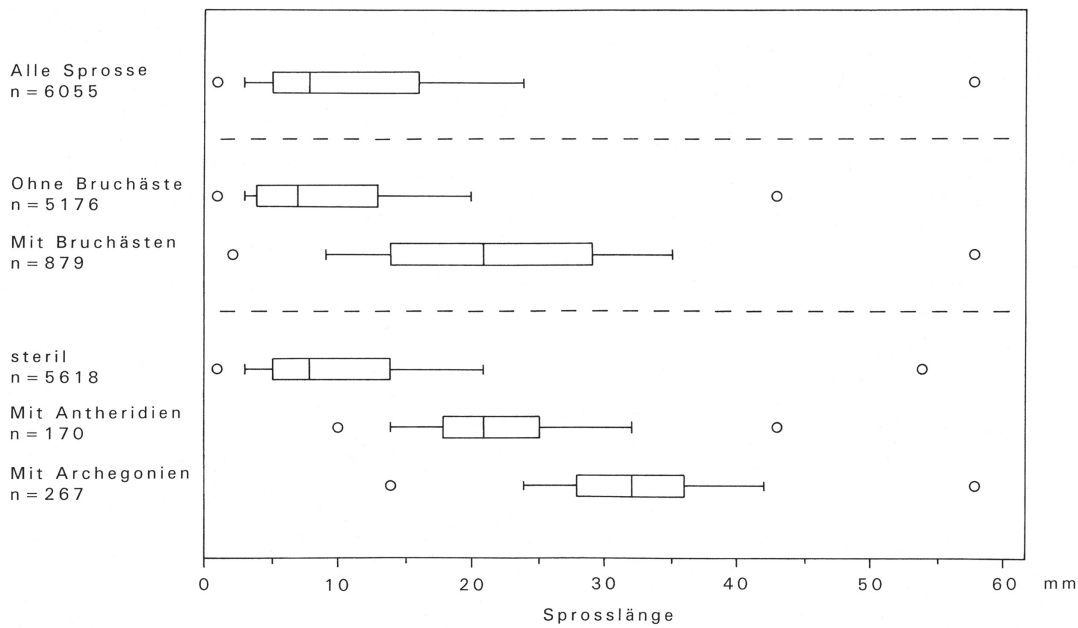

Abbildung 7. Länge der Sekundärsprosse von *Leucodon sciuroides* (mm) bei Sprossen mit und ohne Bruchästen, bei sterilen Sprossen und bei Sprossen mit Antheridien und Archegonien in 32 aktuellen epiphytischen Beständen aus dem Untersuchungsgebiet. Blockdiagramme (Boxplots) mit Medianwerten, Variationsbreiten (Minimal- und Maximalwerte) und Perzentilen (P_{10}, P_{25}, P_{75}, P_{90}), vergleiche Abb. 1. n = Anzahl der untersuchten Sprosse.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

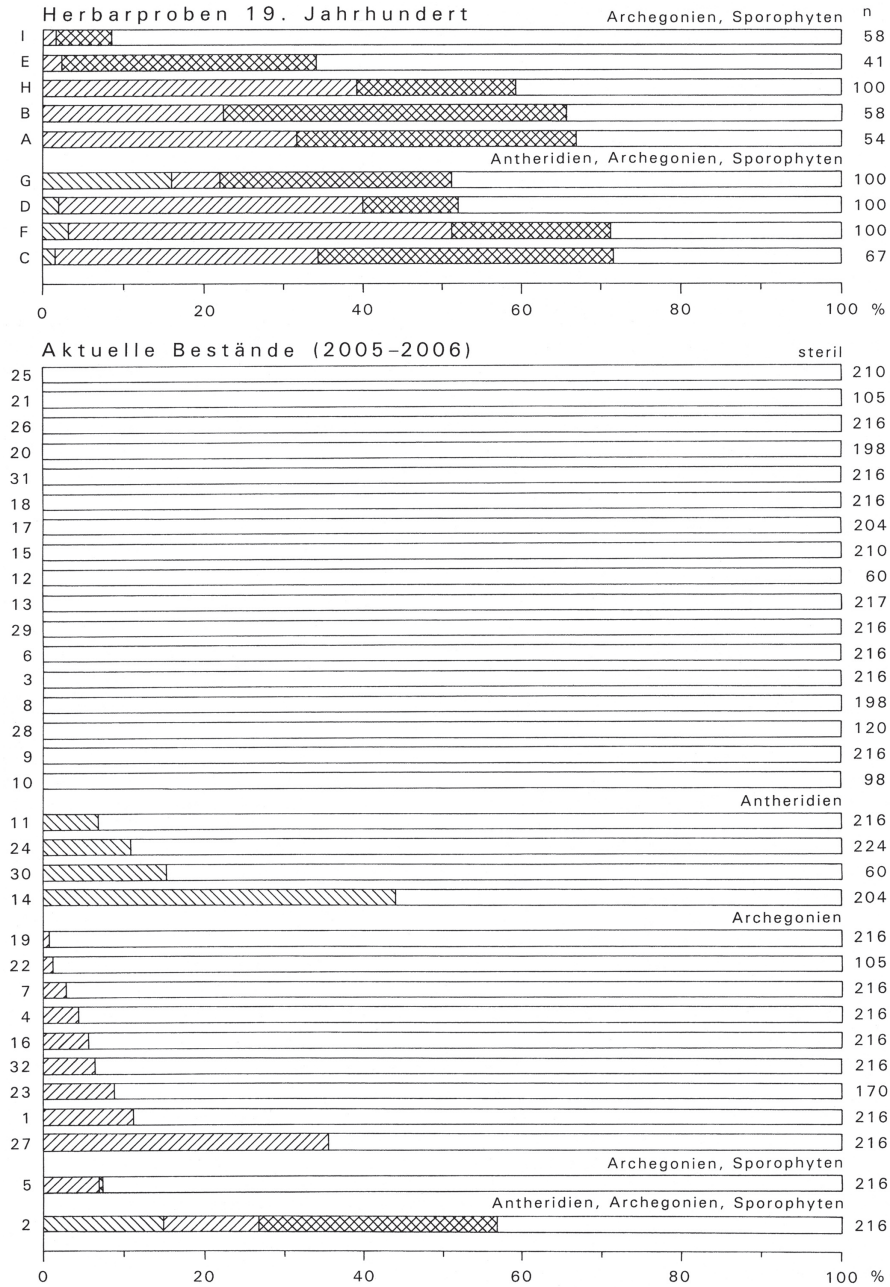

Abbildung 8. Prozentanteile der Sprosse von *Leucodon sciuroides* mit Antheridien und nicht befruchteten Archegonien (beide einfach schraffiert, mit unterschiedlicher Signatur) und Sporophyten (doppelt schraffiert) sowie prozentuale Anteile der sterilen Sprosse (nicht schraffiert) in 9 Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert (oben) und in 32 aktuellen Beständen (unten). Alle Pflanzen stammen von epiphytischen Standorten im Untersuchungsgebiet. Zahlen am linken Rand: Nummer der Probe oder des Bestands (Funddaten in den Tabellen 1 und 3-4). Zahlen am rechten Rand: n = Anzahl der untersuchten Sprosse.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

rend die prozentuale Frequenz der Sprosse mit Antheridien von 0,0 bis 16,0 % reicht. In 7 von 9 Herbarproben ist der prozentuale Anteil der fertilen Sprosse größer als 50 %.

Dagegen wurden im überwiegenden Teil der 32 untersuchten aktuellen Bestände keine Sprosse mit Gametangienständen beobachtet (17 Bestände, 53,1 %). In 11 *Leucodon*-Beständen kamen Sprosse mit Archegonien vor (34,4 %), während Antheridien nur in 5 Beständen festgestellt wurden (15,6 %). Dabei fanden sich nur in einem Bestand gleichzeitig Archegonien und Antheridien (3,1 %). Insgesamt wurden 6055 Sprosse untersucht. Dabei kamen an 267 Sprossen weibliche Gametangienstände vor (4,4 %) und männliche Gametangienstände an 170 Sprossen (2,8 %). Damit waren nur 437 Sprosse fertil (7,2 %). In den einzelnen Beständen reichen die prozentualen Anteile der Sprosse mit Archegonien von 0,0 bis 42,1 %, und die prozentuale Frequenz der Sprosse mit Antheridien liegt zwischen 0,0 und 44,1 %. Nur in einem Bestand ist der Prozentanteil der fertilen Sprosse größer als 50 %.

Die Gametangienstände wurden nur an längeren *Leucodon*-Sprossen beobachtet (Abb. 7). Dabei sind die Sprosse mit Antheridien insgesamt kleiner als die Sprosse mit Archegonien. In den 32 untersuchten aktuellen Beständen liegen die Medianwerte der Sprosslängen bei 8 mm (sterile Sprosse, n = 5618), 21 mm (Sprosse mit Antheridien, n = 170) und 32 mm (Sprosse mit Archegonien, n = 267). Das bedeutet, die Mehrheit der gemessenen Sprosse mit weiblichen Gametangienständen ist länger als 30 mm, der überwiegende Teil der untersuchten Sprosse mit männlichen Gametangienständen dagegen kürzer als 23 mm. Dabei reichen die Streubereiche für die mittleren 50 % der Messwerte von 5 bis 14 mm (sterile Sprosse), von 18 bis 25 mm (Sprosse mit Antheridien) und von 28 bis 36 mm (Sprosse mit Archegonien). Als Mindestgröße für die Entwicklung von Gametangienständen (Minimalwert) wurden 10 mm (Sprosse mit Antheridien) und 14 mm (Sprosse mit Archegonien) festgestellt. Von den sterilen Sprossen (n = 5618) haben 2229 Sprosse (39,7 %) die erforderliche Größe für die Entwicklung der Antheridien und 1429 Sprosse (25,4 %) sind so groß, dass sie Archegonien bilden könnten. Auch in der einzigen gemischtgeschlechtigen Population (Bestand 2), in der Sprosse mit Antheridien und Archegonien nebeneinander vorkamen, wurden die beschriebenen Größenunterschiede beobachtet.

An *Leucodon*-Sprossen mit Gametangienständen fanden sich häufiger Bruchäste als an sterilen Sprossen, wobei Sprosse mit Antheridien seltener Bruchäste entwickelten als die Sprosse mit Archegonien (Tab. 5). In den 32 aktuellen Beständen wurden bei 49,4 % der fertilen Sprosse Bruchäste beobachtet, aber nur bei 11,8 % der sterilen Sprosse. Umgekehrt waren 24,6 % der Sprosse mit Bruchästen fertil, jedoch nur 4,3 % der Sprosse ohne Bruchäste. Bei 66,3 % der *Leucodon*-Sprosse mit Archegonien und bei 22,9 % der Sprosse mit Antheridien kamen Bruchäste vor. Von den Sprossen mit Bruchästen haben 20,1 % Archegonien gebildet, aber nur 4,4 % Antheridien. Von den Sprossen ohne Bruchäste haben dagegen nur 1,7 % Archegonien entwickelt, jedoch 2,5 % Antheridien. Ähnliche Häufigkeitsunterschiede fanden sich auch in der einzigen gemischtgeschlechtigen Population (Bestand 2), in der Sprosse mit männlichen und weiblichen Gametangienständen nebeneinander wuchsen.

Die Frequenz der Sporophyten ist im Untersuchungsgebiet seit dem 19. Jahrhundert deutlich zurückgegangen (Abb. 8). In allen 9 untersuchten alten Herbarproben wurden Pflanzen mit voll ent-

Tabelle 5. Anzahl der Sprosse mit Bruchästen und ohne Bruchäste, der sterilen Sprosse und der Sprosse mit Archegonien und Antheridien in 32 aktuellen epiphytischen *Leucodon sciuroides*-Beständen aus dem Untersuchungsgebiet. Insgesamt wurden n = 6055 Sprosse untersucht.

	steril	Archegonien	Antheridien	Archegonien + Antheridien	Summe
Mit Bruchästen	663	177	39	216	879
Ohne Bruchäste	4955	90	131	221	5176
Summe	5618	267	170	437	6055

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

wickelten Sporenkapseln festgestellt. Insgesamt wurden dabei 678 Sprosse untersucht, und an 167 Sprossen fanden sich Sporophyten (24,6 %). Von den 352 Sprossen mit Archegonien hatten damit 47,4 % Sporophyten gebildet. Die Prozentanteile der Sprosse mit Sporophyten liegen in den einzelnen Herbarproben zwischen 6,9 und 43,1 %. In 5 von 9 Herbarproben erreicht die prozentuale Frequenz der Sprosse mit Sporophyten Werte über 25 %.

Dagegen ließen sich nur in 2 von 32 untersuchten aktuellen Beständen Sporophyten feststellen (6,3 %). Hier wurden insgesamt 6055 Sprosse untersucht, wobei an 66 Sprossen Sporophyten vorkamen (1,1 %). Damit haben 24,7 % der 267 Sprosse mit Archegonien Sporophyten gebildet. Voll entwickelte Sporenkapseln wurden im gesamten Untersuchungsgebiet nur in einem Bestand (an einem Baum) beobachtet, wobei es sich gleichzeitig um die einzige nachgewiesene gemischtgeschlechtige Population handelt, in der Sprosse mit Antheridien und Archegonien nebeneinander vorkamen (Bestand 2). In diesem Bestand erreichte die prozentuale Frequenz der Sprosse mit Sporophyten 30,1 % (insgesamt wurden n = 216 Sprosse untersucht). In einem anderen *Leucodon*-Bestand wurde nur ein Spross mit einem abortierten, jungen Sporophyten beobachtet, der bereits im Embryonalstadium (vor der Bildung der Kalyptra und vor dem Wachstum der Seta) abgestorben ist (Bestand 5).

4. Diskussion

4.1 Verbreitung und Ökologie von *L. sciuroides*

Der überwiegende Teil der aktuellen *Leucodon*-Vorkommen liegt in den Wäldern der Rheinniederung, die dem Moos gute Lebensbedingungen bieten, weil die Luftfeuchtigkeit wegen des hohen Grundwasserstands und der periodischen Überschwemmungen des Rheins hoch ist und die Böden einen hohen Kalkgehalt aufweisen. Gleichzeitig sind Tage mit Nebel häufig, und in den Wäldern ist der Anteil der Holzarten mit mineralreicher Borke, die von *L. sciuroides* bevorzugt werden, meist sehr hoch. Nach den Beobachtungen von PHILIPPI (1972) ist die Art in den Waldgebieten der ehemaligen Rheinaue zwischen Basel und Mannheim insgesamt relativ häufig (dabei sind aus dem Abschnitt nördlich Karlsruhe jedoch nur wenige Vorkommen bekannt, PHILIPPI 2001).

Der Bereich der Niederterrasse, aus dem keine aktuellen Nachweise von *L. sciuroides* vorliegen, ist wegen der weiten Verbreitung trockener, kalkarmer Flugsande ungünstig. Die Wälder dieser Region enthalten außerdem nur selten die von *Leucodon* vorzugsweise besiedelten Baumarten. In den Waldgebieten der Kinzig-Murg-Rinne, wo die meisten aktuellen Fundstellen außerhalb der Rheinniederung liegen, sind die Bedingungen für *L. sciuroides* wieder deutlich besser (hoher Grundwasserstand, daher hohe Luftfeuchtigkeit; basenreicher Untergrund; Häufigkeit von Holzarten, deren Borke einen hohen Mineralgehalt aufweist). Am Nordwestrand des Nordschwarzwalds ist das Moos im Bereich südlich und westlich der Alb wegen der geologischen Unterschiede seltener als nördlich der Alb (südlich und westlich der Alb ist der Untergrund basenärmer, weil hier nur dünne Lösslehmdecken auftreten, die keine flächendeckende Verbreitung besitzen; nördlich der Alb sind mächtige Lösslehm- und Lössauflagen dagegen häufig). Die nur sehr lückenhafte Verbreitung von *L. sciuroides* außerhalb der Rheinniederung könnte darauf beruhen, dass die Art Perioden der stärksten Luftverschmutzung nur an besonders günstigen Stellen überlebt hat, während die Besiedlung neuer Phorophyten schwierig ist. Bei einer Kartierung epiphytischer Moose in Südengland zeigten einige Arten eine lückige Verbreitung, die ähnlich gedeutet werden kann (BATES et al. 1997).

Bemerkenswert ist die geringe Größe der heutigen *L. sciuroides*-Vorkommen im Untersuchungsgebiet, verglichen mit anderen Regionen Südwestdeutschlands (detaillierte Untersuchungen in anderen Gebieten fehlen allerdings). Größere Bestände (Gesamtfläche über 1000 cm²) fanden sich nur an wenigen Bäumen, außerdem wurde das Moos an den meisten Fundstellen außerhalb der Rheinniederung jeweils nur an einem Baum beobachtet.

Auffallend ist, dass die Art im Gebiet vor allem im Bereich von Wäldern festgestellt wurde, während in den meisten anderen Regionen Südwestdeutschlands (z.B. im Alpenvorland, AHRENS 1992) freistehende Bäume, insbesondere Streuobst- und Feldbäume, bevorzugt werden. So liegt aus der Vorhügelzone zwischen Karlsruhe-Durlach und Malsch, die von Streuobstbeständen geprägt wird, nur ein Nachweis von einem freistehenden Apfelbaum vor. In dieser Region ist die Belastung mit Luftschadstoffen sicher besonders hoch, weil sie von den aufragenden, windexponierten Höhenzügen abgefangen

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

werden, aber auch in den anderen Naturräumen ist das Moos in Streuobstwiesen extrem selten. Das trockene, warme Klima in der Rheinebene ist für *Leucodon* eher ungünstig, die Art ist in Mitteleuropa in montanen, niederschlagsreichen Gebieten mit basenreichem Untergrund (z.B. Alpen und Alpenvorland, Südschwarzwald, Schwäbische Alb) am häufigsten und am besten entwickelt (Barkman 1958, Philippi 2001). Im Bereich von Wäldern ist die Luftfeuchtigkeit generell höher als im Freiland, und die Evaporation ist geringer, damit ist das Mikroklima für *L. sciuroides* günstiger, vor allem in mehrschichtigen Wäldern mit einer ausgeprägten Strauchschicht (Barkman 1958), in denen viele Vorkommen liegen. Dabei bevorzugt das Moos im Gebiet Laubwälder auf nassen bis frischen Böden, die eine besonders hohe Luftfeuchtigkeit aufweisen. In Wäldern sind die täglichen und jahreszeitlichen Klimaschwankungen außerdem geringer als im Freiland, wodurch Epiphyten, die hochgelegene Regionen bevorzugen, begünstigt werden (Barkman 1958). Außerdem sind Moose, die in einer mikroklimatisch günstigen Umgebung wachsen (z.B. ganzjährig hohe Luftfeuchtigkeit), unempfindlicher gegenüber Luftschadstoffen (Sjögren 1995, Franzen 2001, Kamprad & Stetzka 2002). Wenig toxitolerante, empfindliche Arten wie *L. sciuroides* überleben daher eher in Wäldern als an freistehenden Bäumen.

L. sciuroides hat einen hohen Lichtbedarf und besiedelt im Bereich von Wäldern nur besonders lichtreiche Standorte. Außerdem werden im Gebiet die SE–S–SW–W-exponierten Seiten der Baumstämme eindeutig bevorzugt, an denen die Sonneneinstrahlung am höchsten ist. Im Alpenvorland wurde eine derart ausgeprägte Bevorzugung bestimmter Stammseiten nicht festgestellt (Ahrens 1992). Die Vorkommen liegen vor allem an Bäumen mit zentripetalen Kronen, bei denen ein hoher Anteil des Regenwassers von den Ästen zum Stamm geleitet wird und daran herabläuft (Barkman 1958). Häufig wächst die Art an periodisch nassen Stellen in Abflussrinnen oder unterhalb von Stammgabelungen und Astansätzen, an denen der Stammabfluss stark verlangsamt wird. *Leucodon* bevorzugt die Oberseite etwas geneigter Stämme und kann hier von den Niederschlägen stärker profitieren, weil der Stammabfluss mit abnehmender Neigung langsamer wird, außerdem erhalten diese Bereiche generell mehr Niederschlag als senkrechte Stämme.

Im Untersuchungsgebiet ist Südwest die während des gesamten Jahres deutlich vorherrschende Windrichtung (Deutscher Wetterdienst 1953, Höschele & Kalb 1988). Bei Südwestwind sind die größten Windgeschwindigkeiten auf der Süd- und Westseite der Stämme zu erwarten, die Südwestseite wird bei Niederschlägen am häufigsten durchnässt. Im Gebiet liegen die meisten *Leucodon*-Vorkommen jedoch an windgeschützten Stellen in Wäldern, wodurch diese Effekte abgeschwächt werden. Charakteristisch für die geneigten Südseiten der Stämme ist der Wechsel zwischen häufiger Durchnässung und häufiger und starker Austrocknung. *L. sciuroides* verträgt offenbar eine starke Austrocknung. Wasser wird von den Pflanzen, die sich durch eine relativ hohe Wasserkapazität auszeichnen, sehr rasch absorbiert (Barkman 1958); die Hydratur kann aber wahrscheinlich sehr stark und abrupt fluktuieren.

Wie in anderen Regionen Mitteleuropas wächst *L. sciuroides* im Gebiet vor allem am Mittelstamm älterer Bäume mit rissiger Borke. Das Moos ist keine Pionierart. In Nordfrankreich dauert es mindestens 40 Jahre, bis *L. sciuroides* an jungen Eichen auf Brandflächen vorkommt (Doignon 1949). Berner (1973) hat jedoch in Südfrankreich beobachtet, dass die Art junge Pappeln in einem Zeitraum von etwa 20 Jahren besiedeln kann und dann größere Bestände mit Sporophyten bildet (in dieser Region sind die Bedingungen für *L. sciuroides* sicher besser als im Bearbeitungsgebiet). Weil ältere Bäume eine größere Krone besitzen, ist die Menge des zum Stamm geleiteten Wassers (bei zentripetalen Kronentypen) größer. Bei rauher, rissiger Borke ist die Evaporation geringer als bei glatter, und in den Spalten der Borke herrscht ein günstiges Mikroklima für die Keimung von Diasporen. Vom Wind verfrachtete Stäube, die für die Nährstoffversorgung wichtig sind, setzen sich vor allem auf rauher Borke fest, ebenso Diasporen.

L. sciuroides bevorzugt im Untersuchungsgebiet (und im gesamten mitteleuropäischen Raum) Baumarten, deren Borke die folgenden Eigenschaften aufweist (Barkman 1958): hohe Wasserkapazität (bei älteren Bäumen ist die Wasserkapazität der Borke zudem oft höher als bei jungen), hoher bis mäßig hoher Mineralgehalt (= totale Elektrolyt-Konzentration, bestimmt als Aschegehalt), mäßig saures bis subneutrales (bis mäßig basisches) Milieu (der Schwerpunkt von *L. sciuroides* liegt wohl im subneutralen Bereich), hohe Pufferkapazität. Im Gebiet ist *Acer campestre* der häufigste Trägerbaum, dessen Borke nach Barkman (1958) besonders mineral-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

reich ist und eine sehr hohe Pufferkapazität besitzt.

Im Gebiet wurden an den meisten Fundstellen nur lückige, niedrige, kleinflächige *Leucodon*-Rasen beobachtet, was auf eine reduzierte Vitalität hindeutet. In anderen Regionen (z.B. Alpenvorland, AHRENS 1992; Südschwarzwald) bildet die Art häufig dichte, hochwüchsige und ausgedehnte Bestände, in denen andere (konkurrenzschwächere) Moose kaum wachsen können.

Als lichtliebende Art wurde *L. sciuroides* ursprünglich durch die Nutzung und Auflichtung der Wälder begünstigt, etwa durch die frühere Nieder- und Mittelwaldwirtschaft oder durch den Bau der Waldwege und Rheindämme. Außerdem wurden alle Baumarten, die das Moos im Gebiet vorzugsweise besiedelt, entweder bei der Bewirtschaftung der Nieder- und Mittelwälder gefördert (z.B. *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Populus nigra* ssp. *nigra*, *Quercus petraea*) oder vom Menschen eingeführt (*Populus* x *canadensis*, *P. nigra* ssp. *pyramidalis*, *Malus domestica*).

Durch einen Vergleich mit alten Literaturquellen lässt sich nicht sicher belegen, dass die Häufigkeit von *L. sciuroides* im Untersuchungsgebiet seit dem 19. Jahrhundert abgenommen hat. Nach SEUBERT (1860), BAUR (1894) und HERZOG (1904–1906) war das Moos damals in Baden allgemein häufig, Fundstellen werden nicht genannt (erwähnt wird jedoch, dass bei Karlsruhe mehrfach Bestände mit Sporenkapseln vorkamen). Auffallend ist, dass keine alten Herbarbelege aus der Rheinniederung vorliegen. Die aus dem 19. Jahrhundert stammenden Moossammlungen im Staatlichen Museum für Naturkunde Karlsruhe enthalten jedoch insgesamt kaum Proben aus den Wäldern der Rheinaue. Vermutlich wurden diese Gebiete damals kaum von Bryologen besucht. Drei (oder vier) Herbarbelege von *L. sciuroides* wurden in der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts im Bereich der Niederterrasse gesammelt. Aktuelle Nachweise aus dieser Region fehlen. Weil in diesem Naturraum kalkarme, schwach gepufferte Böden vorherrschen und die Chemie der Borke von den Bodenverhältnissen beeinflusst wird (BARKMAN 1958, FARMER, BATES & BELL 1992), können sich hier die atmosphärischen Säureeinträge stärker auswirken und zu einem Verschwinden subneutrophytischer Arten wie *L. sciuroides* führen. In Kalkgebieten (z.B. in der Rheinniederung) werden die Säureeinträge dagegen schon durch den Puffereffekt kalkhaltiger Stäube abgeschwächt. In Südengland, wo die Belastung mit Luftschadstoffen hoch ist, wurde beobachtet, dass basenliebende Epiphyten aus Regionen mit schwach gepufferten Böden verschwinden können (BATES et al. 1997).

Die heutigen *L. sciuroides*-Vorkommen fanden sich im Gebiet vor allem an Bäumen, deren Borke eine hohe Pufferkapazität aufweist (insbesondere an *Acer campestre* und *Fraxinus excelsior*). Die untersuchten Herbarproben und die Angaben in SEUBERT (1860) und BAUR (1894) zeigen, dass im 19. Jahrhundert wohl häufiger Eichen besiedelt wurden, die eine schwach gepufferte Borke besitzen. Dieser Rückgang ist wahrscheinlich eine Folge der Schadstoffbelastung der Luft, vor allem der Säureeinträge. Wegen des geringen Pufferungsvermögens der Borke haben Eichen im niedersächsischen Tiefland unter dem Einfluss atmosphärischer Säureeinträge an Bedeutung als Phorophyten für neutrophile bis schwach basiphile Moose verloren (KOPERSKI 1998). Nach HALLINGBÄCK (1992) wurde *L. sciuroides* in Südschweden vor 1950 auch an *Fagus sylvatica* beobachtet, aber aktuelle Angaben liegen nur von Bäumen vor, deren Borke eine hohe Pufferkapazität zeigt (*Acer*, *Fraxinus*, *Ulmus*). Ein Vergleich der Substrate der epiphytischen *Frullania*-Arten in der Schweiz vor und nach 1950 ergab eine Verschiebung zugunsten von Laubbäumen, vermutlich wegen der Herabsetzung des pH-Werts der Borke durch saure Niederschläge (BISANG 1985). Die Wirkung von Säureeinträgen kann durch hohe pH-Werte und hohe Pufferkapazitäten der Substrate abgeschwächt werden (RAO 1982, WINNER 1988, FARMER, BATES & BELL 1992, BATES 2000).

Die Lebensräume von *L. sciuroides* in der Rheinebene sind seit dem 19. Jahrhundert durch menschliche Eingriffe stark verändert und dezimiert worden. Neben der Belastung mit Luftschadstoffen sind vor allem die folgenden Umweltveränderungen für den Rückgang der Art an epiphytischen Standorten verantwortlich: Umstellung der Forstwirtschaft (Umwandlung lichter Mittelwälder in schattige Hochwälder), Überbauung, Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit durch Entwässerungen und durch die Bebauung im Siedlungsbereich.

Epilithische Bestände von *L. sciuroides* sind im Untersuchungsgebiet sehr selten, weil Blockmauern und Felsen im Gegensatz zu anderen Regionen Südwestdeutschlands (etwa in den Muschelkalkgebieten der Gäulandschaften, wo die Art häufig epilithische Standorte besiedelt) in der Rheinebene nur vereinzelt vorkommen.

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

4.2 Länge der Sprosse

In den heutigen *L. sciuroides*-Beständen ist die Länge der Sekundärsprosse und damit die Vitalität der Pflanzen wesentlich geringer als in den Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert. Ähnliche Veränderungen epiphytischer Moose wurden auch in anderen Regionen beobachtet, etwa in Südschweden, wo die Sprosse von *L. sciuroides* an den aktuellen Fundstellen kürzer als in den meisten vor 1950 gesammelten Herbarproben waren und die heutigen *Ulota crispa*-Pflanzen kleiner als in der Zeit vor 1950 sind (Hallingbäck 1992). In den meisten niederländischen *L. sciuroides*-Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert sind die Sprosse länger als 2 cm, im überwiegenden Teil der Proben aus dem 20. Jahrhundert dagegen kürzer als 2 cm (seit Ende des 20. Jahrhunderts werden in den Niederlanden wieder größere Pflanzen beobachtet, aber vor allem an epilithischen Standorten) (Koopman, Waltje & Weeda 2006). Nach Greven (1992) nahm die Größe der Gametophyten von *Orthotrichum lyellii* und *O. affine* in den Niederlanden im 20. Jahrhundert ab. Als Ursache kommt vor allem eine höhere Belastung mit Luftschadstoffen in Frage.

Begasungsversuche ergaben, dass auch geringe SO_2-Konzentrationen das Wachstum von Moosen reduzieren können, obwohl keine sichtbaren Schädigungen der Gametophyten auftreten (Winner 1988, Bates 2000). In mit SO_2 belasteten Flächen im Umkreis einer Raffinerie in Kanada nahm die Tiefe der lebenden (grünen), hauptsächlich aus *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens* und *Ptilium crista-castrensis* bestehenden Moosschicht ab, ebenso die lebende Biomasse der Moose (Winner & Bewley 1978). Atmosphärische Säureeinträge können ebenfalls zu einem geringeren Wachstum führen (Farmer, Bates & Bell 1992, Bates 2000). Wurden Versuchsflächen, in denen *Pleurozium schreberi* dominiert, mit Lösungen unterschiedlicher Azidität besprüht, waren die Sprosse des Mooses bei pH-Werten unter 4,0 signifikant kürzer und leichter (geringeres Trockengewicht) und entwickelten eine geringere Anzahl kürzerer Seitenäste (Hutchinson & Scott 1988). Ähnliche Versuche mit *P. schreberi* wurden von Raeymaekers & Glime (1986) und Raeymaekers (1987) durchgeführt. Bei einer Besprühung von *Hylocomium splendens*-Beständen mit Lösungen, die unterschiedliche pH-Werte aufwiesen, wurde bei pH-Werten unter 4,0 eine Reduktion der Länge und des Trockengewichts der Jahressegmente beobachtet, außerdem nahm die Länge und die Anzahl der Äste ab (Bakken 1993).

Subtoxische Konzentrationen von Schwermetallen können die Produktivität der Moose hemmen, etwa das Längenwachstum von *Rhytidiadelphus squarrosus* (Brown & Sidhu 1992). In der Nähe einer Messing-Gießerei in Schweden, die Kupfer und Zink freisetzt, war die mittlere Länge und das mittlere Gewicht der Jahressegmente von *Hylocomium splendens* geringer als an weiter entfernten Stellen (Bengtson, Folkeson & Göransson 1982). Huttunen (2003) hat in der mit Schwermetallen und SO_2 belasteten Umgebung einer Kupfer-Schmelzhütte in Finnland ein reduziertes Sprosswachstum von *Pleurozium schreberi* und *Pohlia nutans* festgestellt. Begasungen mit NO_2 können ebenfalls einen negativen Effekt auf das Wachstum von Moosen haben (Farmer, Bates & Bell 1992, Bates 2000). Versuche, in denen *Pleurozium schreberi* und *Rhytidiadelphus squarrosus* mit NH_3 begast wurden, führten zu einem verminderten Wachstum der Sprosse (Greven 1992). Eine erhöhte Stickstoffzufuhr über die Atmosphäre hemmt das Sprosswachstum von *Frullania tamarisci*, *Isothecium myosuroides* und *Dicranum scoparium* an epiphytischen Standorten (Mitchell et al. 2004). In Langzeitversuchen, bei denen *Rhytidiadelphus squarrosus* und *Pleurozium schreberi* mit Ammoniumnitrat- und Ammoniumsulfat-Lösungen besprüht wurden, kam es zu einer Reduktion der Sprossdichte (Lee et al. 1998). Nach den Untersuchungen von Bakken (1994) führen höhere atmosphärische Stickstoffeinträge nicht zu einem verstärkten Wachstum von *Dicranum majus*. Die Biomasse-Produktion dieser Art wird offenbar nicht durch die Stickstoff-Versorgung begrenzt (Bakken 1995).

Andere Umwelteinflüsse können ebenfalls die Länge der *L. sciuroides*-Sprosse reduzieren. Negative Auswirkungen hat wohl besonders die Abnahme der Luftfeuchtigkeit als Folge der Trockenlegung und dichten Bebauung vieler Flächen. Zu berücksichtigen ist auch, dass im 19. Jahrhundert wahrscheinlich besonders große, kräftige Pflanzen von *L. sciuroides* bevorzugt gesammelt wurden, was einen Vergleich mit den untersuchten aktuellen Beständen erschwert. Allerdings wurde das (relativ kleine) Bearbeitungsgebiet systematisch untersucht, und für die Bestimmung der Sprosslänge wurden die größten, am besten ausgebildeten *Leucodon*-Bestände ausgewählt, die im Gebiet aktuell gefunden wurden.

Die Biomasse der Sprosse ist ein besseres Maß für die Produktivität als die Sprosslänge (Stark, McLetchie & Mishler 2001, Stark 2002). Biomasse-Bestimmungen waren nicht möglich, weil sie

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

zu einer Zerstörung der alten Herbarproben geführt hätten.

4.3 Bruchäste

L. sciuroides bildet im Gebiet häufig Bruchäste, die in etwa 80 % der bearbeiteten aktuellen Bestände beobachtet wurden und dabei an 14,5 % aller untersuchten Sprosse vorkamen. Damit kann das Moos auch unter ungünstigen Bedingungen, wenn die Gametangienbildung gehemmt ist, noch asexuelle Diasporen produzieren. Spezialisierte asexuelle Diasporen sind kennzeichnend für diözische Laubmoose, die selten oder nie Sporophyten entwickeln, wobei sie in Europa bei epiphytischen Laubmoosen besonders häufig vorkommen (CORRENS 1899, LONGTON & SCHUSTER 1983, LONGTON 1997). Obwohl die asexuelle Reproduktion bei Moosen eine wichtige Rolle spielt, liegen bisher nur wenige quantitative Daten zur Häufigkeit der vegetativen Fortpflanzungsorgane bei einzelnen Arten vor. Zählungen wurden in Kolonien der diözischen Lebermoose *Anastrophyllum hellerianum* und *Lophozia ventricosa* var. *silvicola* durchgeführt, bei denen die asexuelle Reproduktion vorherrscht (POHJAMO & LAAKA-LINDBERG 2003 und 2004, LAAKA-LINDBERG 1999).

Die Bruchäste sind bei *L. sciuroides* weitgehend auf ältere Sprosse mit einer gewissen Größe beschränkt, was bereits von CORRENS (1899) beobachtet wurde. Für die Bildung der Brutkörper von *Anastrophyllum hellerianum* ist ebenfalls eine bestimmte Mindestgröße der Sprosse notwendig (POHJAMO & LAAKA-LINDBERG 2003 und 2004). Die Produktion asexueller Diasporen erfordert einen gewissen Energieaufwand, und größere Sprosse haben die notwendigen Ressourcen. Bei *Marchantia inflexa* wurde ein negativer Zusammenhang zwischen der Anzahl der Brutbecher und dem klonalen Wachstum (Anzahl der meristematischen Spitzen) festgestellt (MCLETCHIE & PUTERBAUGH 2000).

Über die Ausbreitungsmöglichkeiten der asexuellen Diasporen ist bisher wenig bekannt. Die gemessenen Ausbreitungsdistanzen liegen normalerweise im Bereich von Zentimetern (KIMMERER 1991b, NEWTON & MISHLER 1994, LONGTON 1997, LAAKA-LINDBERG, KORPELAINEN & POHJAMO 2003), ein Teil der Diasporen kann aber wohl trotz ihrer Größe über weitere Strecken verfrachtet werden. Außerdem wird das Ausbreitungsmuster von der Mikrotopographie des Wuchsorts sowie vom Typ und von der Größe der Diasporen stark beeinflusst. Die Bruchäste von *L. sciuroides* werden vor allem von der Schwerkraft und vom Stammablaufwasser, das an den abstehenden Sekundärsprossen herabläuft, in tiefergelegene Abschnitte des Baumstamms transportiert. Besonders im Bereich der Abflussrinnen können die Bruchäste wegen der guten Wasserversorgung besser keimen und neue Gametophyten bilden. Aufgrund der Höhe der Wuchsorte über dem Boden können die Bruchäste in Trockenperioden wahrscheinlich auch durch Luftströmungen zu anderen Bäumen verfrachtet werden, ebenso durch Tiere.

In den *L. sciuroides*-Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert wurden Sprosse mit Bruchästen häufiger nachgewiesen als in den aktuellen Beständen. Als Ursache kommt vor allem die geringere Länge der Sekundärsprosse in den heutigen *Leucodon*-Beständen aufgrund von Umweltveränderungen in Frage. Außerdem wurden im 19. Jahrhundert wohl bevorzugt Moosrasen gesammelt, die aus besonders großen, kräftigen Pflanzen bestehen (vergleiche jedoch die Diskussion in 4.2). Andererseits ist es auch möglich, dass die Bildung der Bruchäste als direkte Folge von Umwelteinflüssen zurückgegangen ist, etwa wegen der höheren Belastung mit Luftschadstoffen.

4.4 Gametangien

In den aktuellen *L. sciuroides*-Beständen und in den Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert wurden Sprosse mit weiblichen Gametangienständen viel häufiger als Sprosse mit männlichen Gametangienständen beobachtet. Dabei sind die Frequenzunterschiede bei den alten Herbarproben weitaus größer als in den aktuellen Beständen, was vermutlich darauf beruht, dass im 19. Jahrhundert *Leucodon*-Rasen mit zahlreichen Sporophyten, in denen dann weibliche Pflanzen dominieren oder sogar eingeschlechtige Bestände bilden, gezielt gesammelt wurden. Nach MÖLLER (1912), der mehrere hundert *L. sciuroides*-Herbarbelege untersucht hat, kommen auch in Schweden Pflanzen mit Archegonien häufiger als Pflanzen mit Antheridien vor.

Bei den meisten diözischen Moosen sind Pflanzen mit männlichen Gametangien seltener als Pflanzen mit weiblichen Gametangien, obwohl man unter der Annahme einer chromosomalen Geschlechtsbestimmung bei der Nachkommenschaft ein Geschlechterverhältnis von 1:1 erwarten würde (LONGTON & SCHUSTER 1983, LONGTON 1990, SHAW 2000, BISANG & HEDENÄS 2005). Allerdings sind die tatsächlichen Geschlechterverhältnisse wegen des hohen Anteils steriler

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Sprosse, denen Gametangien fehlen, fast immer unbekannt. Im Gebiet waren in den aktuellen *Leucodon*-Beständen 92,8 % der untersuchten Sprosse steril, sie können damit keinem Geschlecht zugeordnet werden. Newton (1971) hat aber durch zytologische Untersuchungen nachgewiesen, dass die Seltenheit von Sprossen mit Antheridien in britischen *Plagiomnium undulatum*-Populationen unter anderem auf der Seltenheit männlicher Pflanzen beruht.

Die nicht ausgeglichenen Geschlechterverhältnisse bei diözischen Moosen lassen sich auf die folgenden Ursachen zurückführen (Bisang & Hedenäs 2005): unterschiedliche Keimfähigkeit der männlichen und weiblichen Sporen, ungleiche Überlebens- und Wachstumsraten der männlichen und weiblichen Keimlinge (Newton 1972, *Plagiomnium undulatum*; Shaw & Gaughan 1993, *Ceratodon purpureus*); unterschiedliche Überlebens- und Wachstumsraten der weiblichen und männlichen Gametophyten (Shaw & Gaughan 1993, *Ceratodon purpureus*; Imura 1994, *Atrichum rhystophyllum* und *Pogonatum inflexum*; McLetchie & Puterbaugh 2000, *Marchantia inflexa*; Pohjamo & Laaka-Lindberg 2003, *Anastrophyllum hellerianum*); die Gametangien eines Geschlechts werden seltener oder nicht ausgebildet (Newton 1971, *Plagiomnium undulatum*; Cronberg et al. 2003, *P. affine*); unterschiedlich hoher Aufwand für die Bildung der Gametangien bei männlichen und weiblichen Pflanzen (Stark, McLetchie & Mishler 2001, Stark 2002, McLetchie, Garcia-Ramos & Crowley 2002). Bei *Ceratodon purpureus* variieren die Geschlechterverhältnisse zwischen verschiedenen Populationen (Shaw & Gaughan 1993) und bei Gametophyten, die sich aus den Sporen einzelner Sporenkapseln entwickelt haben (Shaw & Beer 1999). Nach Kimmerer (1991a) hängen die Geschlechterverhältnisse in *Tetraphis pellucida*-Beständen von der Sprossdichte ab (monözische Art mit sequenzieller Geschlechtsänderung). Außerdem wird die Gametangienbildung vom Alter der Pflanzen in einer Population beeinflusst (During 1979, Jonsson & Söderström 1988, Stark, McLetchie & Mishler 2001, Pohjamo & Laaka-Lindberg 2003 und 2004, Cronberg et al. 2003). Das Geschlechterverhältnis kann auch ein Merkmal einer bestimmten monophyletischen Gruppe sein (Bisang & Hedenäs 2005).

Bei vielen diözischen Moosarten variiert das Geschlechterverhältnis innerhalb ihres Verbreitungsgebiets (häufig haben Pflanzen mit Antheridien nur eine begrenzte geographische Verbreitung) und kann vom Klima und von der Meereshöhe beeinflusst werden (Briggs 1965, Longton & Greene 1969, Longton & Schuster 1983, Reese 1984, Longton 1985 und 1990, Mishler & Oliver 1991, Miller & Mogensen 1997, Bisang & Hedenäs 2005). Daher ist eine unterschiedliche Reaktion der beiden Geschlechter auf Umwelteinflüsse zu erwarten. Oft reagieren die männlichen Pflanzen empfindlicher auf bestimmte Standortfaktoren, z.B. auf Trockenheit oder niedrige Temperatur (Briggs 1965, Longton 1972, Newton 1972, Une 1985). Bowker et al. (2000) haben bei *Tortula caninervis* eine gewisse Spezialisierung der Geschlechter auf bestimmte Habitate beobachtet.

L. sciuroides-Sprosse mit Gametangienständen (fertile Sprosse) wurden in den heutigen Beständen nur selten beobachtet (Anteil der fertilen Sprosse: 7,2 %), viel seltener als in den untersuchten Herbarproben aus dem 19. Jahrhundert (hier waren 55,2 % der Sprosse fertil). Der Rückgang lässt sich wahrscheinlich auf Umwelteinflüsse zurückführen, insbesondere auf eine höhere Belastung mit Luftschadstoffen. Mehrere Untersuchungen zeigen, dass Schadstoffe die Entwicklung der Gametangien und das Geschlechterverhältnis beeinflussen können. Longton (1985) hat beobachtet, dass der Anteil der *Pleurozium schreberi*-Sprosse ohne Gametangien in der Umgebung von Schmelzhütten in Kanada, die SO_2 und Schwermetalle freisetzen, höher ist als an weiter entfernten Stellen, wobei die Sprosse mit Antheridien etwas stärker zurückgehen. Eine andere Studie ergab, dass die Häufigkeit der *P. schreberi*-Sprosse mit Antheridien in der Nähe einer Schmelzhütte in Finnland dagegen unverändert blieb, während der Anteil der Sprosse mit Archegonien kleiner war als in der Umgebung (Huttunen 2003). Nach Sagmo Solli et al. (2000) fehlen in mit Luftschadstoffen stärker belasteten Regionen (Säureeinträge, nasse Deposition von Sulfat-, Nitrat- und Ammonium-Ionen) männliche Sprosse (Zwergmännchen) von *Dicranum majus*, und Pflanzen mit Perichätien kommen seltener vor.

Die Bildung der Gametangien hängt jedoch von verschiedenen abiotischen Faktoren ab (Lichtintensität, Photoperiodizität, Temperatur, Nährstoffgehalt), ebenso von biotischen Faktoren (Hormone, Sprossdichte, Alter; festgestellt wurden auch genetische Unterschiede innerhalb von Populationen) (Chopra 1984, Kimmerer 1991a, Shaw 2000, Cronberg et al. 2003). Es ist daher zu erwarten, dass auch andere Umwelteinflüsse die Häufigkeit der *L. sciuroides*-Gametangienstände

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

und das Geschlechterverhältnis verändern können, insbesondere Klimaschwankungen, zunehmende Beschattung, etwa als Folge der Umstellung der Forstwirtschaft, oder eine Reduktion der Luftfeuchtigkeit aufgrund von Entwässerungs- und Baumaßnahmen. In Schweden (im nördlichen Teil des Areals) bildet *L. sciuroides* offenbar seltener Gametangien als in Mitteleuropa (bei einer Untersuchung von mehreren hundert Herbarbelegen, die hauptsächlich im 19. Jahrhundert gesammelt wurden, fand MÖLLER (1912) nur wenige Proben mit Antheridien).

Ein Vergleich der untersuchten aktuellen *Leucodon*-Bestände mit den alten Herbarbelegen wird allerdings dadurch erschwert, dass im 19. Jahrhundert wohl Rasen aus besonders großen Pflanzen bevorzugt gesammelt wurden (Diskussion in 4.2). Gametangienstände kommen nur an längeren Sprossen vor. Außerdem wurden Rasen mit Sporenkapseln gezielt gesammelt, in denen Pflanzen mit Archegonien dominieren.

Im Untersuchungsgebiet sind *Leucodon*-Sprosse mit männlichen Gametangienständen kleiner als Sprosse mit weiblichen Gametangienständen und bilden seltener Bruchäste. Geschlechtsdimorphismus ist bei diözischen Moosen weit verbreitet. Beispiele wie *L. sciuroides*, wo die Größenunterschiede zwischen den Geschlechtern relativ gering sind, wurden seltener dokumentiert. Bei den meisten untersuchten Arten sind Sprosse mit Antheridien ebenfalls kleiner als Sprosse mit Archegonien oder haben eine geringere Biomasse (SHAW & GAUGHAN 1993, MCLETCHIE & PUTERBAUGH 2000, HUTTUNEN 2003, HASSEL & SÖDERSTRÖM 2003, POHJAMO & LAAKA-LINDBERG 2004). Die *Lophozia ventricosa* var. *silvicola*-Pflanzen mit männlichen Gametangienständen sind dagegen länger als Pflanzen mit weiblichen Gametangienständen (LAAKA-LINDBERG 2001) und in einem von RYDGREN & ØKLAND (2002) untersuchten *Hylocomium splendens*-Bestand in Norwegen waren die Segmente mit Antheridien im Mittel größer als Segmente mit Archegonien. Nach BOWKER et al. (2000) und STARK, MCLETCHIE & MISHLER (2001) unterscheiden sich die Sprosslänge und Biomasse von *Tortula caninervis*-Pflanzen mit Antheridien und Archegonien nicht.

Die *L. sciuroides*-Sprosse mit weiblichen Gametangienständen verfügen aufgrund ihrer Größe über die notwendigen Ressourcen für die energieaufwändige Entwicklung der Sporophyten. Weil sie größer sind, haben *L. sciuroides*-Sprosse mit Archegonien gegenüber Sprossen mit Antheridien einen Konkurrenzvorteil, wodurch das Geschlechterverhältnis beeinflusst werden kann. Möglicherweise ist die Produktion der Antheridien energieaufwändiger als die Produktion der Archegonien, was bedeuten würde, dass die männlichen Pflanzen einen größeren Anteil ihrer Ressourcen für die Gametangienbildung aufwenden (STARK, MCLETCHIE & MISHLER 2001, MCLETCHIE, GARCIA-RAMOS & CROWLEY 2002, STARK 2002). Das könnte zu unterschiedlichen Wachstumsraten führen, falls die Archegonien wie bei *L. sciuroides* selten befruchtet werden, und hätte damit Auswirkungen auf das Geschlechterverhältnis.

Weil bei *L. sciuroides* die asexuelle Reproduktion vorherrscht und Sprosse mit männlichen Gametangienständen seltener Bruchäste bilden als Sprosse mit weiblichen Gametangienständen, sind ihre Ausbreitungsmöglichkeiten geringer, was das Geschlechterverhältnis ebenfalls beeinflussen kann (allerdings ist das Geschlecht der häufig nachgewiesenen sterilen Sprosse mit Bruchästen unbekannt). Über die geschlechtsspezifische asexuelle Reproduktion von Moosen ist bisher wenig bekannt. Nach LAAKA-LINDBERG (2001) entwickeln *Lophozia ventricosa* var. *silvicola*-Sprosse mit Antheridien eine größere Anzahl von Brutkörpern als Sprosse mit Archegonien. Bei *Marchantia inflexa* bilden die Pflanzen mit Archegonien weniger Brutkörper, werden größer und haben mehr meristematische Spitzen (d.h. Thallusäste) als Pflanzen mit Antheridien, damit ist ihre Wachstumsrate höher (MCLETCHIE & PUTERBAUGH 2000). Ein Modell zeigt, dass das Geschlechterverhältnis in einem gemischtgeschlechtigen Bestand dieser Art davon abhängt, wie lange die Stelle bereits besiedelt wird und wie häufig Störungen stattfinden: Eine hohe Störungsfrequenz führt zu Flecken mit männlichen Pflanzen, mittlere Störungsfrequenzen erlauben dagegen die temporäre Koexistenz der Geschlechter in einem Fleck (MCLETCHIE, GARCIA-RAMOS & CROWLEY 2002).

Gametangien wurden nur an *Leucodon*-Sprossen beobachtet, die eine gewisse Mindestgröße überschreiten. Auch bei anderen Moosarten bilden sich die Gametangien erst mit zunehmendem Alter und ab einer bestimmten Schwellengröße oder Biomasse der Sprosse (STARK, MISHLER & MCLETCHIE 1998, BOWKER et al. 2000, STARK, MCLETCHIE & MISHLER 2001, RYDGREN & ØKLAND 2002, HASSEL & SÖDERSTRÖM 2003, HUTTUNEN 2003, POHJAMO & LAAKA-LINDBERG 2003 und 2004) (bei *Lophozia ventricosa* var. *silvicola* sind die sterilen Sprosse jedoch länger als die Sprosse mit Gametangien, LAAKA-LINDBERG 2001). Große Sprosse verfügen über die notwendigen Res-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

sourcen für die aufwändige Entwicklung der Gametangienstände.

4.5 Sporophyten

L. sciuroides bildet in Mitteleuropa selten Sporenkapseln. Auch im 19. Jahrhundert wurde das Moos in dieser Region nur vereinzelt mit Sporophyten beobachtet (z.B. Hedwig 1801, Hübener 1833, Bruch, Schimper & Gümbel 1836-1855, Rabenhorst 1848, Müller 1853, Limpricht 1885-1904). In floristischen Arbeiten aus Baden-Württemberg, die im 19. Jahrhundert veröffentlicht wurden, werden meistens alle Fundorte von Pflanzen mit Sporenkapseln aufgelistet. Heute sind Sporophyten in Südwestdeutschland extrem selten. Aus Baden-Württemberg liegen nur wenige aktuelle Nachweise von Populationen mit Sporenkapseln vor (Philippi 2001), und in der benachbarten Pfalz wurden in neuerer Zeit keine Sporophyten mehr festgestellt (Lauer 2005).

Im Untersuchungsgebiet wurden während des 19. Jahrhunderts nach Literaturangaben mehrfach *L. sciuroides*-Vorkommen mit Sporenkapseln beobachtet. Seubert (1860) gibt an, dass die Art bei Karlsruhe stellenweise an Eichen und Pappeln mit zahlreichen Sporophyten gefunden wurde. Nach Baur (1894) kamen damals an Pappeln am Ostrand des Durlacher Walds (d.h. W oder SW Aue, TK 7016 NE) Bestände mit vielen Sporenkapseln vor. In allen 9 untersuchten Herbarproben, die während des 19. Jahrhunderts im Bearbeitungsgebiet gesammelt wurden, fanden sich Sporophyten. Dadurch wird deutlich, dass die Sammler Pflanzen mit Sporenkapseln bevorzugt haben. Bei einer systematischen Suche in den Jahren 2005 und 2006 wurde dagegen im gesamten Gebiet nur ein *Leucodon*-Bestand (an einem Baum) mit voll entwickelten Sporophyten beobachtet. Damit ist die Frequenz der Sporophyten seit dem 19. Jahrhundert stark zurückgegangen, was sich wahrscheinlich auf Umwelteinflüsse zurückführen lässt. Auch in anderen Regionen hat die Häufigkeit der *L. sciuroides*-Populationen mit Sporophyten abgenommen. In Südschweden konnte Hallingbäck (1992) die Art nicht mehr mit Sporenkapseln nachweisen.

Schon früh wurde beobachtet, dass Luftschadstoffe die Bildung der Sporophyten von Moosen hemmen können (De Sloover & Leblanc 1970). Nach Winner & Bewley (1978) ging die Frequenz der Sporenkapseln von *Hylocomium splendens*, *Ptilium crista-castrensis*, *Dicranum fuscescens* und *Pohlia nutans* in der Nähe einer Raffinerie in Kanada mit steigender SO_2-Belastung zurück. Im Umkreis von Schmelzhütten, die SO_2 und Schwermetalle freisetzen, ist der Anteil der *Pleurozium schreberi*-Sprosse mit Sporophyten geringer als an weiter entfernten Stellen (Longton 1985, Huttunen 2003) und *Pohlia nutans* bildet nur Bruchsprosse anstatt Sporenkapseln (Huttunen 2003). Sagmo Solli et al. (2000) beobachteten, dass in Regionen mit einer hohen Luftschadstoff-Belastung (hohe Säureeinträge, nasse Deposition von Sulfat-, Nitrat- und Ammonium-Ionen) Sporophyten von *Dicranum majus* fehlen. Wurden Versuchsflächen, in denen *Pleurozium schreberi* dominiert, mit Lösungen unterschiedlicher Azidität besprüht, nahm die Anzahl der Sporenkapseln bei pH-Werten unter 4,0 ab (Hutchinson & Scott 1988), ebenso bei einer Behandlung mit Lösungen, die einen pH-Wert von 3,0 aufwiesen (Raeymaekers & Glime 1986). Nach Greven (1992) bildete *Dicranella heteromalla* in mit SO_2 begasten Töpfen im Gegensatz zur Kontrolle keine Sporophyten.

Allerdings haben auch andere Umweltfaktoren einen Einfluss auf die Häufigkeit der Sporophyten. Die Anteile der Pflanzen mit Sporophyten variieren oft innerhalb des Verbreitungsgebiets einer Art und hängen damit vom Klima ab (Longton & Schuster 1983, Longton 1990 und 1997). Klimaschwankungen können die Frequenz der Sporophyten beeinflussen (Longton 1990). In Moosbeständen unterscheiden sich die Anteile der Sprosse mit Sporenkapseln häufig von Jahr zu Jahr (z.B. Jonsson & Söderström 1988, Stark, McLetchie & Mishler 2001, Rydgren & Økland 2002). Fehlende Niederschläge können die Befruchtungen epiphytischer Moose begrenzen. Bei *L. sciuroides* weist die Häufigkeit der Sporophyten große regionale Unterschiede auf. Im südlichen Teil Europas bildet die Art auch heute noch häufiger Sporophyten (z.B. bereits im Gardasee-Gebiet, Philippi 1983). In Nordeuropa sind Sporenkapseln dagegen sehr selten. Nach Möller (1912) sind aus Schweden nur 7 Fundstellen bekannt (untersucht wurden mehrere hundert Herbarbelege, die hauptsächlich aus dem 19. Jahrhundert stammen). Vor dem Hintergrund der aktuellen Klimaerwärmung müsste man daher eher erwarten, dass die Frequenz der Sporenkapseln im Untersuchungsgebiet in neuerer Zeit zugenommen hat. Klimaschwankungen kommen daher kaum als Hauptgrund für die heutige Seltenheit der Sporophyten in Frage. Neben der Belastung mit Luftschadstoffen könnte auch die Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit durch Bau-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

maßnahmen und Entwässerungen eine Rolle spielen.

Bei vielen diözischen Moosen sind Sporophyten selten oder unbekannt, was sich auf die folgenden Ursachen zurückführen lässt (LONGTON 1990, 1997): räumliche Trennung der männlichen und weiblichen Pflanzen; Seltenheit der Gametangien, unausgeglichenes Geschlechterverhältnis; Abort von Gametangien oder Sporophyten, fehlende Befruchtung (etwa aufgrund von Wassermangel). Im Gebiet beruht die heutige Seltenheit der Sporophyten von *L. sciuroides* hauptsächlich darauf, dass Gametangien selten vorkommen.

Die Spermatozoide der Moose können normalerweise nur wenige Zentimeter überwinden. Daher finden Befruchtungen bei Arten, die auf Erde wachsen und keine scheibenförmigen Perigonien („splash cups") bilden, meistens in einem Umkreis von maximal 10 cm statt (LONGTON & SCHUSTER 1983, LONGTON 1990 und 1997, SHAW 2000). Weil die Spermatozoide hauptsächlich passiv vom Wasser transportiert werden, hängt ihre Ausbreitung aber von der Neigung des Substrats ab (BISANG, EHRLÉN & HEDENÄS 2004). Bei diözischen Arten, die epiphytische Standorte besiedeln, können die Spermatozoide nach LONGTON & SCHUSTER (1983) noch weibliche Gametophyten befruchten, die mehrere Meter entfernt wachsen, falls die männlichen Gametophyten höher am gleichen Baumstamm vorkommen. Die Gametangien von *L. sciuroides* bilden sich an Sekundärsprossen, die vom Substrat abstehen. Hier können die Spermatozoide vom Wasser, das von den Sekundärsprossen herabtropft oder am Stamm herabläuft, transportiert werden und weibliche Pflanzen mit Archegonien befruchten, die tiefergelegene Abschnitte des gleichen Baumstamms besiedeln. Außerdem kann in seltenen Fällen möglicherweise Sprühwasser mit Spermatozoiden vom Wind zu anderen Bäumen verfrachtet werden. Denkbar ist auch ein Transport durch Tiere, etwa durch Arthropoden.

Bei diözischen Arten kommen männliche und weibliche Pflanzen wegen der klonalen Expansion meistens gehäuft vor. Die Populationen bestehen dann aus einem Mosaik aus eingeschlechtigen Flecken (Areale, in denen die Pflanzen entweder Archegonien oder Antheridien entwickeln), gemischtgeschlechtigen Flecken und Flecken mit sterilen Pflanzen (z.B. WYATT 1977, POHJAMO & LAAKA-LINDBERG 2003, FUSELIER & MCLETCHIE 2004). Durch die räumliche Trennung männlicher und weiblicher Klone kann die Befruchtung erschwert oder verhindert werden.

Bei der Untersuchung der 32 aktuellen *Leucodon*-Bestände wurde nur ein Baum mit einer gemischtgeschlechtigen Population beobachtet, wobei es sich gleichzeitig um den einzigen Bestand im Gebiet handelt, in dem voll entwickelte Sporophyten nachgewiesen wurden. Die Untersuchung der alten Herbarproben ergab, dass die Häufigkeit gemischtgeschlechtiger Bestände im Gebiet seit dem 19. Jahrhundert deutlich abgenommen hat. Weil *L. sciuroides* im Laufe der Zeit seltener wurde, haben sich die Entfernungen zwischen den männlichen und weiblichen Pflanzen vergrößert und die Wahrscheinlichkeit, dass beide Geschlechter nebeneinander an einem Baum wachsen, ist gesunken (LONGTON 1992). Das Vorkommen der Sporophyten wird bei dieser Art von der Häufigkeit gemischtgeschlechtiger Populationen begrenzt, denn der Transfer von Spermatozoiden zu *Leucodon*-Beständen auf einem anderen Baum ist wegen der großen Entfernung sehr schwierig oder unmöglich. Die Bildung der Sporophyten erfordert daher mindestens zwei getrennte erfolgreiche Besiedlungen eines Baums (für beide Geschlechter). Wegen der Seltenheit der Sprosse mit Antheridien wird die Frequenz der Befruchtungen hier von den männlichen Pflanzen limitiert. Auch bei anderen diözischen Moosen wurde festgestellt, dass die Seltenheit der Sporophyten hauptsächlich darauf beruht, dass Gametangien selten vorkommen und gemischtgeschlechtige Bestände selten sind oder fehlen (z.B. SHAW, NIGUIDULA & WILSON 1992, SHAW 1993).

Bei den meisten Laubmoosen wird die Kapselmündung im feuchten Zustand von den Peristomzähnen verschlossen. Bei Trockenheit krümmen sich die Zähne zurück, wodurch die Freisetzung der Sporen ermöglicht wird. Einige epiphytische Moosarten wie *L. sciuroides* besitzen dagegen Peristome, die eine Sporenfreisetzung unter feuchten Bedingungen erlauben, weil sich die Peristomzähne hier bei Trockenheit über die Kapselmündung biegen und im feuchten Zustand nach außen krümmen (MUELLER & NEUMANN 1988; bei *L. sciuroides* sind die Zähne nur schwach hygroskopisch und trocken zusammengeneigt, feucht aufrecht). Die Sporen können dann durch Niederschläge aus der Urne gewaschen und mit dem am Baumstamm herablaufenden Wasser besonders entlang von Abflussrinnen in tiefergelegene Abschnitte des Stamms verfrachtet werden. Im Bereich der Abflussrinnen sind die Bedingungen für die Sporenkeimung und das Wachstum der neuen

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Gametophyten wegen der guten Wasserversorgung günstig.
Moossporen können durch Luftströmungen leicht über weite Strecken transportiert werden, wobei die Ausbreitungsdistanz mit der Größe der Sporen abnimmt (Longton 1994 und 1997, Söderström 1994). Bei der Lebermoosart *Ptilidium pulcherrimum* (Sporendurchmesser 25–27 µm) werden nach Söderström & Jonsson (1989) 43 % der freigesetzten Sporen in einem Umkreis von 2,5 m abgelagert. Ein großer Anteil der Sporen wird jedoch über weitere, unbekannte Entfernungen verfrachtet. Sporen von *L. sciuroides*, die bei Niederschlägen aus den Kapseln gewaschen wurden, könnten in Trockenperioden vom Wind zu anderen Bäumen transportiert werden. Obwohl die Sporen groß sind (Sporendurchmesser ca. 19–40 µm), können sie dabei wegen der Höhe der Wuchsorte über dem Boden wahrscheinlich leicht über weite Distanzen verfrachtet werden. Außerdem ist ein Transport durch Tiere (z.B. Arthropoden) möglich.
In den untersuchten aktuellen *Leucodon*-Beständen wurde ein positiver Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Bruchästen und Gametangienständen festgestellt (an fertilen Sprossen fanden sich häufiger Bruchäste als an sterilen, und Sprosse mit Bruchästen waren häufiger fertil als Sprosse ohne Bruchäste). Bei vielen anderen Moosarten sind asexuelle und sexuelle Reproduktion dagegen negativ korreliert, etwa bei *Lophozia ventricosa* var. *silvicola* (Laaka-Lindberg 2001), *Marchantia inflexa* (McLetchie, Garcia-Ramos & Crowley 2002) und *Anastrophyllum hellerianum* (Pohjamo & Laaka-Lindberg 2003). *Bryum bicolor* und *B. argenteum* bilden anfangs nach der Besiedlung neuer Flächen nur Brutkörper, später Gametangien und Sporophyten, wobei sich keine Brutkörper mehr entwickeln (Joenje & During 1977). Bei *Tetraphis pellucida* nehmen die Anteile der Sprosse mit Sporophyten mit steigender Sprossdichte zu, während die Anteile der Sprosse mit Brutkörpern abnehmen (Kimmerer 1991a). Andererseits entwickeln sich bei anderen Arten asexuelle Diasporen und Gametangien (oder Sporophyten) gleichzeitig. Correns (1899) konnte bei Laubmoosen keinen generellen Antagonismus zwischen der sexuellen und asexuellen Reproduktion nachweisen, was mit den eigenen Beobachtungen übereinstimmt. Die Bruchäste von *L. sciuroides* können an kleineren Sprossen als die Gametangienstände und Sporophyten vorkommen. Das bedeutet, dass sie sich bereits an jüngeren Sprossen oder an Pflanzen mit reduzierter Vitalität entwickeln können.

4.6 Dynamik der Metapopulation

L. sciuroides breitet sich heute im Untersuchungsgebiet fast ausschließlich asexuell durch Bruchäste und Spross- oder Blattfragmente aus, weil die Sporophyten extrem selten gebildet werden. Wegen der begrenzten Lebensdauer der Bäume besiedelt das Moos Substrate, die nur zeitweise zur Verfügung stehen. Die Wuchsorte können sich aber in der direkten Nachbarschaft immer wieder neu bilden. Gleichzeitig liegen zwischen den einzelnen Baumstämmen oft große, nicht besiedelbare Flächen. Die Substrate sind damit fleckenweise oder inselartig verteilt. Für das Überleben der Art ist daher die Ausbreitung und Etablierung der Diasporen an neuen Standorten von großer Bedeutung (Söderström 1994, Söderström & Herben 1997).
Asexuelle Diasporen werden wegen ihrer Größe zwar seltener als Sporen über weite Entfernungen verfrachtet, keimen aber besser. Bisher wurde nur bei wenigen Moosarten nachgewiesen, dass die Sporen im Gelände keimen und neue Sprosse bilden (Miles & Longton 1987 und 1990, Kimmerer 1991b, Hassel & Söderström 1999). Viele Moose besiedeln daher neue Standorte häufiger durch asexuelle Diasporen als durch Sporen. Allerdings fehlen Untersuchungen über die Keimung der Bruchäste und Sporen von *L. sciuroides* unter Geländebedingungen. Die Produktion der Bruchäste sichert wohl vor allem das Überleben der lokalen Populationen, ein Teil wird aber wahrscheinlich über größere Strecken verfrachtet und kann sich an weiter entfernten Bäumen etablieren. Über die Rolle der asexuellen Diasporen bei der Fernverbreitung von Moosen ist jedoch wenig bekannt (Laaka-Lindberg, Korpelainen & Pohjamo 2003). *L. sciuroides* lässt sich der Lebensstrategie-Kategorie der „long-lived shuttle"-Arten zuordnen (During 1979, 1992) und gehört dabei nach Frey & Kürschner (1991, 1995) in die Gruppe der Arten mit vegetativem Reproduktionsverhalten.
Das relative Ausmaß der Produktion von Sporen gegenüber der asexuellen Reproduktion und klonalen Expansion beeinflusst die genetische Struktur der Moospopulationen. Somatische Mutationen in Apikalzellen werden jedoch weitergegeben, was zu einer gewissen genetischen Variabilität in asexuellen Beständen führen kann (Newton & Mishler 1994).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Die Verbreitung von *L. sciuroides* im Untersuchungsgebiet zeigt, dass die heutige Seltenheit der Art stärker von den begrenzten Ausbreitungsmöglichkeiten der Diasporen bestimmt wird als von der Anzahl der geeigneten Habitate (HERBEN 1994, SÖDERSTRÖM & HERBEN 1997, SÖDERSTRÖM & DURING 2005), auch wenn es schwer feststellbar ist, ob sich ein bestimmter Baum als Habitat für *Leucodon* eignet, wenn die Art dort fehlt. Die Etablierung neuer Kolonien an bisher nicht besiedelten Bäumen ist wohl ein seltener Prozess, aber die Lebensdauer der Populationen dürfte relativ hoch sein. Weil die meisten Baumarten ein hohes Alter erreichen, steht für die Ausbreitung und Etablierung der Diasporen ein längerer Zeitraum zur Verfügung, was die Chancen für eine erfolgreiche Besiedlung neuer Baumstämme erhöht.

Moosarten, bei denen die asexuelle Reproduktion vorherrscht, wachsen oft an räumlich aggregierten Substratflecken (z.B. *Dicranum flagellare*, KIMMERER 1994), was im Gebiet auch bei *L. sciuroides* beobachtet wurde. In zwei Waldflächen in Schweden entsprach die Verteilung der epiphytischen Art *Orthotrichum obtusifolium* (Ausbreitung fast ausschließlich durch Brutkörper) dagegen dem räumlichen Verbreitungsmuster des Trägerbaums *Populus tremula*. Damit ist die asexuelle Ausbreitung dieser Art in einem lokalen Maßstab sehr effizient (HEDENÅS, BOLYUKH & JONSSON 2003). Moose mit häufiger Sporophytenbildung und größeren Sporen zeigen ebenfalls eine räumlich aggregierte Verteilung, etwa *Ptilidium pulcherrimum* (Sporendurchmesser 25–27 µm, SÖDERSTRÖM & JONSSON 1989). Andererseits wird das Verbreitungsmuster der epiphytischen Moosart *Ulota crispa* in einer Waldfläche nach HEEGAARD & HANGELBROEK (1999) hauptsächlich von der Verteilung der geeigneten Habitate bestimmt, weniger von den Ausbreitungsmöglichkeiten der Art, die regelmäßig viele Sporenkapseln bildet (Sporendurchmesser ca. 17–30 µm). In einer kleinen forstlich nicht genutzten Waldparzelle in Finnland war das epiphytische Moos *Neckera pennata* wegen der guten Ausbreitungsmöglichkeiten im lokalen Maßstab zufällig verteilt (Sporophyten sind häufig, Sporendurchmesser ca. 24 µm; spezialisierte asexuelle Diasporen fehlen). Die Fähigkeit zur erfolgreichen Besiedlung neuer Bäume ist aber gering, weil das Moos nur an wenigen Baumstämmen vorkommt (KUUSINEN & PENTTINEN 1999).

L. sciuroides kann heute im Untersuchungsgebiet als „Satellitenart" klassifiziert werden. Satellitenarten besiedeln nur einen kleinen Anteil der geeigneten Habitate und bilden kleine Populationen. Ihre Ausbreitungsmöglichkeiten sind begrenzt, weil die Anzahl der produzierten Diasporen gering ist. Die Etablierung dieser Arten an neuen Wuchsorten ist ein seltener Prozess. Sie können durch Umweltveränderungen rasch zurückgehen. Kernarten wachsen dagegen an fast allen geeigneten Habitaten und bilden große Bestände. Sie werden durch gute Ausbreitungs- und Etablierungsmöglichkeiten charakterisiert (SÖDERSTRÖM & HERBEN 1997).

L. sciuroides ist im Gebiet seit dem 19. Jahrhundert als Folge von Umwelteinflüssen zurückgegangen, weil die geeigneten Standorte seltener geworden sind. Gleichzeitig hat die Reproduktion und Vitalität der Art abgenommen, hauptsächlich als Folge der höheren Belastung mit Luftschadstoffen. Die Umweltveränderungen führten zu kleinen, lokalen Populationen, die weniger Diasporen produzieren und durch zufällige Ereignisse leicht aussterben können. Außerdem haben sich die Distanzen zwischen den geeigneten Standorten vergrößert, was negative Auswirkungen auf die erfolgreiche Ausbreitung und Etablierung der Diasporen hat und den Rückgang der Art verstärkt (SÖDERSTRÖM & DURING 2005). Weil die Häufigkeit der Sporophyten im Gebiet abgenommen hat, ist die Frequenz genetischer Rekombinationen gesunken. Dadurch kann der Rückgang beschleunigt werden (LONGTON 1992). Wenn die Häufigkeit einer Art wie bei *L. sciuroides* von den Ausbreitungsmöglichkeiten bestimmt wird, kann sie sich daher durch Umwelteinflüsse von einer Kernart (im 19. Jahrhundert?) in eine Satellitenart verwandeln.

Bei *L. sciuroides* war in den letzten Jahren im Gegensatz zu anderen epiphytischen Moosen nicht erkennbar, dass eine Wiederbesiedlung des Gebiets stattfindet, obwohl die SO_2-Immissionen stark zurückgegangen sind. Eine rasche Wiederbesiedlung wäre allerdings wegen des begrenzten Ausbreitungs- und Etablierungspotentials der Art kaum möglich. Auch in anderen Regionen wurde in neuerer Zeit keine Wiederausbreitung der Art festgestellt, etwa in Südengland (BATES et al. 1997) und Sachsen (MÜLLER 2004). In den Niederlanden hat *L. sciuroides* neuerdings wieder etwas zugenommen (Bryologische & Lichenologische Werkgroep van de KNNV 2007), eine deutliche Ausbreitung wie bei anderen epiphytischen Moosen (z.B. *Cryphaea heteromalla*, *Orthotrichum*-Arten) wurde in den letzten 20 Jahren aber nicht beobachtet (KOOPMAN, WALTJE & WEEDA 2006).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Danksagung
Für Hinweise zum Vorkommen von *L. sciuroides* im Bearbeitungsgebiet danke ich Prof. Dr. G. Philippi (Karlsruhe) und B. Haisch (†). Die Untersuchungen wurden durch die Erich-Oberdorfer-Stiftung finanziell gefördert, wofür herzlich gedankt sei.

Literatur

Ahrens, M. (1992): Die Moosvegetation des nördlichen Bodenseegebietes. – Diss. Bot., **190**: 1-681.

Bakken, S. (1993): Effects of simulated acid rain on the morphology, growth and chlorophyll content of *Hylocomium splendens*. – Lindbergia, **18**: 104-110.

Bakken, S. (1994): Growth and nitrogen dynamics of *Dicranum majus* under two contrasting nitrogen deposition regimes. – Lindbergia, **19**: 63-72.

Bakken, S. (1995): Effects of nitrogen supply and irradiance on growth and nitrogen status in the moss *Dicranum majus* from differently polluted areas. – J. Bryol., **18**: 707-721.

Barkman, J.J. (1958): Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – XIII + 628 S.; Assen (Van Gorcum).

Bates, J.W. (2000): Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. – In: Shaw, A.J. & Goffinet, B. (eds): Bryophyte biology. – X + 476 S.; Cambridge (Cambridge University Press).

Bates, J.W., Proctor, M.C.F., Preston, C.D., Hodgetts, N.G. & Perry, A.R. (1997): Occurrence of epiphytic bryophytes in a „tetrad“ transect across southern Britain 1. Geographical trends in abundance and evidence of recent change. – J. Bryol., **19**: 685-714.

Baur, W. (1894): Die Laubmoose des Grossherzogthum's Baden. – Mitt. bad. bot. Ver., **118/119**: 163-178, **121/122**: 187-202, **123-126**: 207-238, **127/128**: 239-255.

Bengtson, C., Folkeson, L. & Göransson, A. (1982): Growth reduction and branching frequency in *Hylocomium splendens* near a foundry emitting copper and zinc. – Lindbergia, **8**: 129-138.

Berner, L. (1973): Combien faut-il de temps aux lichens et aux mousses corticoles pour peupler une surface neuve? – Rev. bryol. lichénol., **39**: 473-477.

Bisang, I. (1985): Zur Verbreitung und Ökologie der *Frullania*-Arten der Schweiz. – Bot. Helvetica, **95**: 247-278.

Bisang, I. & Hedenäs, L. (2005): Sex ratio patterns in dioicous bryophytes re-visited. – J. Bryol., **27**: 207-219.

Bisang, I., Ehrlén, J. & Hedenäs, L. (2004): Mate limited reproductive success in two dioicous mosses. – Oikos, **104**: 291-298.

Bowker, M.A., Stark, L.R., McLetchie, D.N. & Mishler, B.D. (2000): Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae). – Am. J. Bot., **87**: 517-526.

Briggs, D. (1965): Experimental taxonomy of some British species of the genus *Dicranum*. – New Phytol., **64**: 366-386.

Brown, D.H. & Sidhu, M. (1992): Heavy metal uptake, cellular location, and inhibition of moss growth. – Crypt. Bot., **3**: 82-85.

Bruch, P., Schimper, W.P. & Gümbel, T. (1836-1855): Bryologia europaea. 6 Vols. – 1164 S.; Stuttgart (Schweizerbart).

Bryologische en Lichenologische Werkgroep van de KNNV (2007): Voorlopige verspreidingsatlas van de Nederlandse mossen. – 350 S.; Bryologische en Lichenologische Werkgroep van de KNNV.

Chopra, R.N. (1984): Environmental factors affecting gametangial induction in bryophytes. – Journ. Hattori Bot. Lab., **55**: 99-104.

Correns, C. (1899): Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge. – XXIV + 472 S.; Jena (G. Fischer).

Cronberg, N., Andersson, K., Wyatt, R. & Odrzykoski, I.J. (2003): Clonal distribution, fertility and sex ratios of the moss *Plagiomnium affine* (Bland.) T. Kop. in forests of contrasting age. – J. Bryol., **25**: 155-162.

De Sloover, J. & Leblanc, F. (1970): Pollutions atmosphériques et fertilité chez les mousses et chez les lichens épiphytiques. – Bulletin Académie et Société Lorraines des Sciences, **9**: 82-90.

Deutscher Wetterdienst (Hrsg.) (1953): Klima-Atlas von Baden-Württemberg. – Bad Kissingen.

Doignon, P. (1949): La régénération naturelle du peuplement muscinal dans les parcelles brûlées de la Forêt de Fontainebleau. – Rev. bryol. lichénol., **18**: 160-168.

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).

Farmer, A.M., Bates, J.W. & Bell, J.N.B. (1992): Ecophysiological effects of acid rain on 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).

Frahm, J.-P. (1998): Moose als Bioindikatoren. – X + 187 S.; Wiesbaden (Quelle & Meyer).

Franzen, I. (2001): Epiphytische Moose und Flechten als Bioindikatoren der Luftqualität am Westrand des Ruhrgebietes. – Limprichtia, **16**: I-IV + 1-85.

Franzen-Reuter, I. & Frahm, J.-P. (2007): Auswirkungen experimenteller Stickstoffgaben auf die Epiphytenflora in Dauerbeobachtungsflächen (Rheinland-Pfalz, Deutschland). – Herzogia, **20**: 61-75.

Frey, W. & Kürschner, H. (1991): Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten im tropischen Tieflands- und Bergregenwald am Mt. Kinabalu (Sabah, Nord-Borneo). – Nova Hedwigia, **53**: 307-330.

Frey, W. & Kürschner, H. (1995): Soziologie und Lebensstrategien epiphytischer Bryophyten in Israel und Jordanien. – Nova Hedwigia, **61**: 211-232.

Friedel, A. & Müller, F. (2004): Bryophytes and lichens as indicators for changes of air pollution in the Ser-

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

rahn Natural Forest Reserve (Mueritz National Park). – Herzogia, **17**: 279-286.

FUSELIER, L. & MCLETCHIE, D.N. (2004): Microhabitat and sex distribution in *Marchantia inflexa*, a dioicous liverwort. – Bryologist, **107**: 345-356.

GREVEN, H.C. (1992): Changes in the Dutch bryophyte flora and air pollution. – Diss. Bot., **194**: 1-237.

HALLINGBÄCK, T. (1992): The effect of air pollution on mosses in southern Sweden. – Biol. Conserv., **59**: 163-170.

HASSEL, K. & SÖDERSTRÖM, L. (1999): Spore germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. – Lindbergia, **24**: 3-10.

HASSEL, K. & SÖDERSTRÖM, L. (2003): Life history variation of *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. in contrasting habitats. – J. Hattori Bot. Lab., **93**: 215-222.

HEDENÅS, H., BOLYUKH, V.O. & JONSSON, B.G. (2003): Spatial distribution of epiphytes on *Populus tremula* in relation to dispersal mode. – J. Veg. Sci., **14**: 233-242.

HEDWIG, J. (1801): Species muscorum frondosorum descriptae et tabulis aeneis LXXVII coloratis illustratae. – VI + 353 S.; Leipzig (Barth).

HEEGAARD, E. & HANGELBROEK, H.H. (1999): The distribution of *Ulota crispa* at a local scale in relation to both dispersal- and habitat-related factors. – Lindbergia, **24**: 65-74.

HERBEN, T. (1994): The role of reproduction for persistence of bryophyte populations in transient and stable habitats. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 115-126.

HERZOG, T. (1904–1906): Die Laubmoose Badens. – Bull. Herb. Boissier, **4-6**: 402 S.; Genève (Romet).

HÖSCHELE, K. & KALB, M. (1988): Das Klima ausgewählter Orte der Bundesrepublik Deutschland, Karlsruhe. – Berichte des Deutschen Wetterdienstes, **174**: 1-228.

HÜBENER, J.W.P. (1833): Muscologia Germanica oder Beschreibung der Deutschen Laubmoose. – XVIII + 724 S.; Leipzig (Hofmeister).

HUTCHINSON, T.C. & SCOTT, M.G. (1988): The response of the feather moss, *Pleurozium schreberi*, to 5 years of simulated acid precipitation in the Canadian boreal forest. – Can. J. Bot., **66**: 82-88.

HUTTUNEN, S. (2003): Reproduction of the mosses *Pleurozium schreberi* and *Pohlia nutans* in the surroundings of the copper smelters at Harjavalta, S.W. Finland. – J. Bryol., **25**: 41-47.

IMURA, S. (1994): Phenological study in two dioecious mosses, *Atrichum rhystophyllum* (C. Müll.) Par. and *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Lac. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 105-114.

JOENJE, W. & DURING, H. J. (1977): Colonisation of a desalinating Wadden-polder by bryophytes. – Vegetatio, **35**: 177-185.

JONSSON, B.G. & SÖDERSTRÖM, L. (1988): Growth and reproduction in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum* (G.Web.) Vainio during a 4-year period. – J. Bryol., **15**: 315-325.

KAMPRAD, S. & STETZKA, K.M. (2002): Epiphytische Moose und Flechten im Nationalpark Sächsische Schweiz – Vorkommen, Ökologie und Gefährdung. – Limprichtia, **21**: 1-258.

KIMMERER, R.W. (1991a): Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* I. Population density and reproductive mode. – Bryologist, **94**: 255-260.

KIMMERER, R.W. (1991b): Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* II. Differential success of sexual and asexual propagules. – Bryologist, **94**: 284-288.

KIMMERER, R.W. (1994): Ecological consequences of sexual versus asexual reproduction in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucida*. – Bryologist, **97**: 20-25.

KOOPMAN, J., WALTJE, H. & WEEDA, E.J. (2006): *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr. (Eekhoorntjesmos) in Nederland. – Buxbaumiella, **74**: 21-44.

KOPERSKI, M. (1998): Verbreitung und Vergesellschaftung schwach acidophiler bis schwach basiphiler epiphytischer Moose in Eichen-Buchenaltbeständen des niedersächsischen Tieflandes. – Herzogia, **13**: 63-80.

KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S.R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – Schr.-R. f. Vegetationskde., **34**: 1-519.

KUUSINEN, M. & PENTTINEN, A. (1999): Spatial pattern of the threatened epiphytic bryophyte *Neckera pennata* at two scales in a fragmented boreal forest. – Ecography, **22**: 729-735.

LAAKA-LINDBERG, S. (1999): Asexual reproduction in a population of a leafy hepatic species *Lophozia silvicola* Buch in central Norway. – Plant Ecology, **141**: 137-144.

LAAKA-LINDBERG, S. (2001): Biomass allocation to sexual and asexual reproduction in a leafy hepatic *Lophozia silvicola* Buch. – J. Bryol., **23**: 3-8.

LAAKA-LINDBERG, S., KORPELAINEN, H. & POHJAMO, M. (2003): Dispersal of asexual propagules in bryophytes. – J. Hattori Bot. Lab., **93**: 319-330.

LAUER, H. (2005): Die Moose der Pfalz. Pollichia-Buch Nr. 46. – 1219 S.; Bad Dürkheim (Pollichia).

LEE, J.A., CAPORN, S.J.M., CARROLL, J., FOOT, J.P., JOHNSON, D., POTTER, L. & TAYLOR, A.F.S. (1998): Effects of ozone and atmospheric nitrogen deposition on bryophytes. – In: BATES, J.W., ASHTON, N.W. & DUCKETT, J.G. (eds): Bryology for the twenty-first century. – XII + 382 S.; Leeds (Maney).

LIMPRICHT, K.G. (1885-1904): Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. 2. Aufl. Abtheilungen I-III. – I: VIII + 836 S., II: 853 S. und III: 864 + 79 S.; Leipzig (Kummer).

LONGTON, R.E. (1972): Reproduction of Antarctic mosses in the genera *Polytrichum* and *Psilopilum* with particular reference to temperature. – Brit. Antarct. Surv. Bull., **27**: 51-96.

LONGTON, R.E. (1985): Reproductive biology and susceptibility to air pollution in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (Musci) with particular reference to Manitoba, Canada. – Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard., **11**: 51-69.

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

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

development: physiology and biochemistry. – 300 S.; Boca Raton (CRC Press).

Longton, R.E. (1992): Reproduction and rarity in British mosses. – Biol. Conserv., **59**: 89-98.

Longton, R.E. (1994): Reproductive biology in bryophytes. The challenge and the opportunities. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 159-172.

Longton, R.E. (1997): Reproductive biology and life-history strategies. – Advances in Bryology, **6**: 65-101.

Longton, R.E. & Greene, S.W. (1969): Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Ann. Bot., **33**: 107-126.

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.).

McLetchie, D.N. & Puterbaugh, M.N. (2000): Population sex ratios, sex-specific clonal traits and tradeoffs among these traits in the liverwort *Marchantia inflexa*. – Oikos, **90**: 227-237.

McLetchie, D.N., Garcia-Ramos, G. & Crowley, P.H. (2002): Local sex-ratio dynamics: a model for the dioecious liverwort *Marchantia inflexa*. – Evolutionary Ecology, **15**: 231-254.

Meusel, H. (1935): Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. – Nova Acta Leopoldina, N.F. **3**: 123-277.

Miles, C.J. & Longton, R.E. (1987): Life history of the moss, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. Beauv. – Symposia Biologica Hungarica, **35**: 193-207.

Miles, C.J. & Longton, R.E. (1990): The role of spores in reproduction in mosses. – Bot. J. Linn. Soc., **104**: 149-173.

Miller, N.G. & Mogensen, G.S. (1997): *Cyrtomnium hymenophylloides* (Bryophyta, Mniaceae) in North America and Greenland: male plants, sex-differential geographical distribution, and reproductive characteristics. – Bryologist, **100**: 499-506.

Mishler, B.D. & Oliver, M.J. (1991): Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss, in the Organ Mountains of southern New Mexico. – Bryologist, **94**: 143-153.

Mitchell, R.J., Sutton, M.A., Truscott, A.-M., Leith, I.D., Cape, J.N., Pitcairn, C.E.R. & van Dijk, N. (2004): Growth and tissue nitrogen of epiphytic Atlantic bryophytes: effects of increased and decreased atmospheric N deposition. – Functional Ecology, **18**: 322-329.

Möller, H. (1912): Löfmossornas utbredning i Sverige. II. Cryphaeaceae och Neckeraceae. – Arkiv för Botanik, **12**: 1-86.

Müller, C. (1853): Deutschlands Moose oder Anleitung zur Kenntniss der Laubmoose Deutschlands, der Schweiz, der Niederlande und Dänemarks für Anfänger sowohl wie für Forscher bearbeitet. – VIII + 512 S.; Halle (Schwetschke).

Mueller, D.M.J. & Neumann, A.J. (1988): Peristome structure and the regulation of spore release in arthrodontous mosses. – Advances in Bryology, **3**: 135-158.

Müller, F. (2004): Verbreitungsatlas der Moose Sachsens. – 309 S.; Tauer (Lutra).

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).

Newton, A.E. & Mishler, B.D. (1994): The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 127-145.

Newton, M.E. (1971): A cytological distinction between male and female *Mnium undulatum* Hedw. – Trans. Brit. Bryol. Soc., **6**: 230-243.

Newton, M.E. (1972): Sex-ratio differences in *Mnium hornum* Hedw. and *M. undulatum* Sw. in relation to spore germination and vegetative regeneration. – Ann. Bot., **36**: 163-178.

Oberdorfer, E. (2001): Pflanzensoziologische Exkursionsflora für Deutschland und angrenzende Gebiete. – 8. Aufl., 1051 S.; Stuttgart (E. Ulmer).

Philippi, G. (1972): Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. – Beitr. naturk. Forsch. SüdwDtl., **31**: 5-64.

Philippi, G. (1983): Epiphytische Moosvegetation des Gardasee-Gebietes. – Andrias, **2**: 23-52.

Philippi, G. (2001): Leucodontaceae. – In: Nebel, M. & Philippi, G. (Hrsg.): Die Moose Baden-Württembergs. Bd. 2: Spezieller Teil (Bryophytina II, Schistostegales bis Hypnobryales). – 529 S.; Stuttgart (E. Ulmer).

Pohjamo, M. & Laaka-Lindberg, S. (2003): Reproductive modes in the epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum*. – Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, **6**: 159-168.

Pohjamo, M. & Laaka-Lindberg, S. (2004): Demographic population structure of a leafy epixylic hepatic *Anastrophyllum hellerianum* (Nees ex Lindenb.) R.M. Schust. – Plant Ecology, **173**: 73-81.

Rabenhorst, G. L. (1848): Deutschlands Kryptogamen-Flora oder Handbuch zur Bestimmung der kryptogamischen Gewächse Deutschlands, der Schweiz, des Lombardisch-Venetianischen Königreichs und Istriens. Bd. 2. Abt. 3: Leber-, Laubmoose und Farrn. – XVI + 352 S.; Leipzig (Kummer).

Raeymaekers, G. (1987): Effects of simulated acidic rain and lead on the biomass, nutrient status, and heavy metal content of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Journ. Hattori Bot. Lab., **63**: 219-230.

Raeymaekers, G. & Glime, J.M. (1986): Effects of simulated acidic rain and lead interaction on the phenology and chlorophyll content of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Journ. Hattori Bot. Lab., **61**: 525-541.

Rao, D.N. (1982): Responses of bryophytes to air pollution. – In: Smith, A.J.E. (ed): Bryophyte ecology. – X + 511 S.; London (Chapman and Hall).

Reese, W.D. (1984): Reproductivity, fertility and range of *Syrrhopodon texanus* Sull. (Musci; Calymperaceae), a North American endemic. – Bryologist, **87**: 217-222.

Richardson, D.H.S. (1981): The biology of mosses. – XII + 220 S.; Oxford (Blackwell).

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

RYDGREN, K. & ØKLAND, R.H. (2002): Sex distribution and sporophyte frequency in a population of the clonal moss *Hylocomium splendens*. – J. Bryol., **24**: 207-214.

SAGMO SOLLI, I.M., SÖDERSTRÖM, L., BAKKEN, S., FLATBERG, K.I. & PEDERSEN, B. (2000): Studies of fertility of *Dicranum majus* in two populations with contrasted sporophyte production. – J. Bryol., **22**: 3-8.

SAUER, M. (2000): Moose als Bioindikatoren. – In: NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.): Die Moose Baden-Württembergs. Bd. 1: Allgemeiner Teil, Spezieller Teil (Bryophytina I, Andreaeales bis Funariales). – 512 S.; Stuttgart (E. Ulmer).

SCHLENKER, G. & MÜLLER, S. (1978): Erläuterungen zur Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg III. Teil (Wuchsgebiet Schwarzwald). – Mitt. Ver. forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzüchtung, **26**: 3-52.

SEUBERT, M. (1860): Zusammenstellung der bis jetzt im Grossherzogthum Baden beobachteten Laubmoose. – Ber. naturf. Ges. Freiburg, **2** (3): 262-311.

SHAW, A.J. (1993): Population biology of the rare copper moss, *Scopelophila cataractae*. – Am. J. Bot., **80**: 1034-1041.

SHAW, A.J. (2000): Population ecology, population genetics, and microevolution. – In: SHAW, A.J. & GOFFINET, B. (eds): Bryophyte biology. – X + 476 S.; Cambridge (Cambridge University Press).

SHAW, A.J. & BEER, S.C.(1999): Life history variation in gametophyte populations of the moss *Ceratodon purpureus* (Ditrichaceae). – Am. J. Bot., **86**: 512-521.

SHAW, A.J. & GAUGHAN, J.F. (1993): Control of sex ratios in haploid populations of the moss, *Ceratodon purpureus*. – Am. J. Bot., **80**: 584-591.

SHAW, A.J., NIGUIDULA, N.J. & WILSON, T.M. (1992): Reproductive biology of the rare „copper moss" *Mielichhoferia mielichhoferiana*. – Contr. Univ. Mich. Herb., **18**: 131-140.

SJÖGREN, E. (1995): Changes in the epilithic and epiphytic moss cover in two deciduous forest areas on the island of Öland (Sweden) – a comparison between 1958-1962 and 1988–1990. – Studies in Plant Ecology, **19**: 1-106.

SÖDERSTRÖM, L. (1994): Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. – J. Hattori Bot. Lab., **76**: 97-103.

SÖDERSTRÖM, L. & DURING, H.J. (2005): Bryophyte rarity viewed from the perspectives of life history strategy and metapopulation dynamics. – J. Bryol., **27**: 261-268.

SÖDERSTRÖM, L. & HERBEN, T. (1997): Dynamics of bryophyte metapopulations. – Advances in Bryology, **6**: 205-240.

SÖDERSTRÖM, L. & JONSSON, B.G. (1989): Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. – J. Bryol., **15**: 793-802.

STARK, L.R. (2002): Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. – Bryologist, **105**: 204-218.

STARK, L.R., MCLETCHIE, D.N. & MISHLER, B.D. (2001): Sex expression and sex dimorphism in sporophytic populations of the desert moss *Syntrichia caninervis*. – Plant Ecology, **157**: 183-196.

STARK, L.R., MISHLER, B.D. & MCLETCHIE, D.N. (1998): Sex expression and growth rates in natural populations of the desert soil crustal moss *Syntrichia caninervis*. – J. Arid Environments, **40**: 401-416.

UNE, K. (1985): Factors restricting the formation of normal male plants in the isosporous species of *Macromitrium* (Musci: Orthotrichaceae) in Japan. – Journ. Hattori Bot. Lab., **59**: 523-529.

WINNER, W.E. (1988): Responses of bryophytes to air pollution. – In: NASH III, T.H. & WIRTH, V. (eds): Lichens, bryophytes and air quality (Bibl. Lichenol., **30**). – 297 S.; Berlin (J. Cramer).

WINNER, W.E. & BEWLEY, J.D. (1978): Terrestrial mosses as bioindicators of SO_2 pollution stress. – Oecologia, **35**: 221-230.

WIRTH, V. (1987): Die Flechten Baden-Württembergs. Verbreitungsatlas. – 528 S.; Stuttgart (E. Ulmer).

WYATT, R. (1977): Spatial pattern and gamete dispersal distances in *Atrichum angustatum*, a dioicous moss. – Bryologist, **80**: 284-291.

Anhang: Aktuelle Fundorte von *Leucodon sciuroides* im Untersuchungsgebiet (alle Nachweise stammen aus den Jahren 2005 und 2006).

Epiphytische Standorte

Rheinniederung:

6915 SE: Großgrund W Karlsruhe-Daxlanden, nördlicher Teil; 105 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfrischen Laubwäldern (aufgelichtete Waldflächen, Wegränder); an sieben Bäumen, 4 x an *Fraxinus excelsior*, 3 x an *Acer campestre*; 300, 200 (-300), 100, 25, 20, 20 und 10 cm². Großgrund W Karlsruhe-Daxlanden, südwestlicher Teil; 105 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfrischen Laubwäldern (aufgelichtete Waldflächen, Wegränder); an acht Bäumen, 7 x an *Acer campestre*, 1 x an *Fraxinus excelsior*; 2500 (bis 3 m Höhe, insgesamt 7500 cm² einnehmend und bis in eine Höhe von 4-5 m reichend), 400, 100-200, 50-100, 25, 25, 20 und 2-3 cm². Großgrund W Karlsruhe-Daxlanden, Damm zwischen Altrhein und Grünenwasser; 105 m; Alluvionen; Streuobstwiese am Waldrand; an *Malus domestica*; 50 cm². Rappenwört SW Karlsruhe-Daxlanden, E und SE Hedel; 105 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfeuchten bis ± trockenen Laubwäldern (aufgelichtete Waldflächen, Wegränder); an *Populus nigra* ssp. *nigra*, vier

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

Bäume; 500-1000 (bis 4 m Höhe), 200, 100 (bis 4 m Höhe) und 50-100 cm². – 7015 NE: Rappenwört SW Karlsruhe-Daxlanden, Umgebung des Ententeichs; 105 m; Alluvionen; grundfeuchte bis trockene, lichte Stellen in Laub- oder Buschwäldern, dabei in aufgelichteten Waldflächen und an Wegrändern; an sieben Bäumen, 4 x an *Populus nigra* ssp. *nigra*, 2 x an *Acer campestre*, 1 x an *Fraxinus excelsior*; 2000-2500 (bis 3 m Höhe, insgesamt 10000-15000 cm² einnehmend und bis in eine Höhe von 5 m reichend), 1500 (bis 3-4 m Höhe), 500-1000, 400, 100-200, 25 und 25 cm². Bruchgrund/Kastenwört NW Forchheim, zwischen Federbach und Altrhein; 110 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfeuchten Laubwäldern (aufgelichtete Waldflächen, Wegränder); an fünf Bäumen, 2 x an *Populus nigra* ssp. *nigra*, 2 x an *Fraxinus excelsior*, 1 x an *Populus nigra* ssp. *pyramidalis*; 8000-10000 (bis 4-5 m Höhe), 2500, 1500, 300-400 und 50-100 cm². Mähdschlägle/Kastenwört NW Forchheim, zwischen Altrhein und Federbach; 110 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfeuchten Laubwäldern, insbesondere entlang der Wege und am Rheindamm, außerdem in aufgelichteten Waldflächen; an 23 Bäumen, 10 x an *Acer campestre*, 8 x an *Fraxinus excelsior*, 2 x an *Populus nigra* ssp. *nigra*, 1 x an *Ulmus minor*, 1 x an *Acer pseudoplatanus* und 1 x an *Acer platanoides*; 1500-2000 (bis 3 m Höhe, insgesamt 10000-20000 cm² einnehmend und bis in eine Höhe von über 5 m reichend), 1500-2000 (bis 3-4 m Höhe), 1500, 1000-1500 (bis 4-5 m Höhe), 500-1000, 600-700, 600-700, 600, 400-500, 200-300, 200-300, 100-200, 100, 100, 50-100, 50, 30, 10, 5-10, 5-10, 5-10, 5 und 2-3 cm²; ein weiteres Vorkommen an *Populus nigra* ssp. *nigra* im stark aufgelichteten Auenwald am Ufer des Altrheins, angrenzend Silberweiden-Bestände, 1000-1500 cm². Kastenwört N Forchheim, an der Fritschlach; 110 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfeuchten Laubwäldern (Wegränder, aufgelichtete Waldflächen); an fünf Bäumen, 4 x an *Acer campestre*, 1 x an *Fraxinus excelsior*; 200, 150-200, 100, 5-10 und 5 cm². Bleisenschlag/Kastenwört N Forchheim; 105 m; Alluvionen; aufgelichtete Stellen in grundfeuchten Laubwäldern (aufgelichtete Waldflächen); an *Acer campestre* und *Fraxinus excelsior*; 600 und 100-200 cm². Maiblümlerück NW Forchheim, nordwestlicher Teil; 105 m; Alluvionen; Streuobstwiese; an *Malus domestica*; 50-75 cm². Staudengarten NE Neuburgweier, am Tankgraben; 105 m; Alluvionen; Streuobstwiese; an *Malus domestica*; 15 cm².

Kinzig-Murg-Rinne und Randbereich der Niederterrasse:

6916 SE: Elfmorgenbruch E Karlsruhe-Rintheim, an der Nachtweide; 115 m; Alluvionen; Waldrand, angrenzend grundfeuchter Laubwald und Graben; an *Populus* x *canadensis*; 700-800 cm². – 7016 NW: Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, am Oberholzgraben; 115 m; Alluvionen; Silberweiden-Bestand am Ufer eines Tümpels im Laubwald, aufgelichtete Stelle am Weg am Waldrand; an *Salix alba*; 12 cm². Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, westlich des Hertelgrabens; 115 m; Alluvionen; grundfeuchter, junger Laubwald; aufgelichtete Stelle an einem Weg in der Nähe des Waldrands; an *Acer campestre*; 300 cm² (bis 3-4 m Höhe). Forstlach SW Karlsruhe-Weiherfeld, zwischen Oberholzgraben und Eisenbahnlinie; 115 m; Alluvionen; lichter Silberweiden-Bestand an einem Tümpel im Laubwald in der Nähe des Waldrands; an *Salix fragilis* s.l. und *S. alba*; 300 und 5 cm². Schloß Rüppurr am Nordende der Rastatter Straße in Karlsruhe-Rüppurr; 115 m; Alluvionen; Straßenrand in einer Parkanlage an der Alb; an sechs Bäumen, 5 x an *Acer platanoides*, 1 x an *Fraxinus excelsior*; 200-300, 100-200, 100-200, 100, 50-100 und 25 cm². Fautenbruch/Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock; 113 m; Alluvionen; lichter, nasser Pappel-Bestand im Laubwald; an *Populus* x *canadensis*, vier Bäume; 300-400, 2-3, 5, 30 cm². Fautenbruch/Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock; 112 m; Alluvionen; grundfeuchter, lichter Laubwald in der Nähe des Waldrands und am Waldrand; an *Populus* x *canadensis*, vier Bäume; 100-200, 25, 100, 50 cm². – 7016 NE: Oberwald E Karlsruhe-Dammerstock, am Schießstand nördlich des Hausengrabens; 115 m; Alluvionen; lichter, grundfeuchter Laubwald; an *Populus* x *canadensis*; 1000-1500 cm² (bis 3–4 m Höhe). Rißnert E Karlsruhe-Rüppurr, am Scheidgraben; 115 m; Alluvionen; Schneise im grundfeuchten Laubwald (breiter Graben, Weg); an *Populus nigra* ssp. *pyramidalis*; 600 cm². Hägenichgraben E Karlsruhe-Rüppurr; 115 m; Alluvionen; Waldrand, angrenzend frische Laubwälder und feuchte Wiesen; an *Acer campestre*; 2500-5000 cm² (bis 4-5 m Höhe). Hägenichgraben SE Karlsruhe-Rüppurr, bei der Hirschquelle; 115 m; Alluvionen; Waldrand, angrenzend frische Laubwälder und feuchte Wiesen; an *Acer campestre*; 100 (-200) cm². – 7016 NW: Seebruch NW Ettlingen; 115 m; Alluvionen; Wegrand in einer jüngeren, grundfeuchten Eichen-Pflanzung im Laubwald; an *Quercus robur*, 50

©Staatl. Mus. f. Naturkde Karlsruhe & Naturwiss. Ver. Karlsruhe e.V.; download unter www.zobodat.at

cm². – 7016 SW: Lindenhart N Malsch; 120 m; Sand; Waldrand; an *Quercus petraea*; 50 cm². – 7115 NE: Federbach im „Bruch“ SW Malsch; 120 m; Alluvionen; Streuobstwiese an einem Bach in der Nähe des Waldrands; an *Juglans regia*; 255 cm².

Vorhügelzone:
7016 SW: Vorhecke NE Sulzbach; 200 m; Buntsandstein; Waldrand am NW-exp. Hang, angrenzend Buchenwälder; an *Quercus petraea*, zwei Bäume; 300-400 und 200-300 cm². - 7116 NW: Farlickwiese NE Malsch; 170 m; Lösslehm; Streuobstwiese in der Nähe des Waldrands am Rand eines Bacheinschnitts; an *Malus domestica*; 1600 (-1700) cm². Mohrenwiesen E Malsch; 170 m; Lösslehm; Waldrand; an *Quercus petraea*, zwei Bäume; 200-300 und 5 cm².

Randgebiet des Nordschwarzwalds:
7016 NE: Grünberg N Hohenwettersbach; 240 m; Löss/Muschelkalk; Streuobstwiese in der Nähe des Waldrands; an *Malus domestica*; 400 cm². Grünberg N Hohenwettersbach; 230 m; Löss/Muschelkalk; Streuobstwiese; an *Malus domestica*; 305 cm². Bergwald W Grünwettersbach, an der Schneise der Stromleitung; 320 m; Buntsandstein; Waldrand im Buchenwald; an *Quercus petraea*, fünf Bäume; 600-700, 600, 600, 500, 400 cm²; ein weiterer Bestand an *Quercus petraea* im Buchenwald; hier 50 cm². Pfeiler SW Grünwettersbach; 300 m; Löss/Buntsandstein; Streuobstwiese; an *Malus domestica*; 580 cm². – 7016 SE: Wingertlen NW Busenbach; 285 m; Löss/Buntsandstein; Streuobstwiese; an *Malus domestica*; 70 cm². Kehr N Spessart; 320 m; Buntsandstein; Waldrand, angrenzend Buchenwald; an *Quercus petraea*; 100 cm². – 7016 SW: Beierbach-Tal am Trinkrain NE Schluttenbach; 300 m; Buntsandstein; grundfeuchter Pappel-Bestand in einem Bachtal im Bereich von Laubwäldern, aufgelichtete Stelle in der Nähe des Waldrands; an *Populus* x *canadensis*; 8 cm².

Epilithische Standorte
Kinzig-Murg-Rinne:
7016 NW: Karlsruhe-Rüppurr, Schloss Rüppurr am Nordende der Rastatter Straße; 115 m; Alluvionen; lichte, alte, teilweise brüchige, niedrige, mit Mörtel verfugte Buntsandstein-Blockmauer am Straßenrand in einer Parkanlage an der Alb, dabei vor allem die senkrecht SW-exp. Seite der Mauer besiedelnd; 1500-1800 cm²; ein weiteres Vorkommen an einer senkrecht SW-exp., lichten, älteren, mit Mörtel verfugten Buntsandstein-Blockmauer am Ufer der Alb in einer Parkanlage; 50000 cm². – 7016 SW: Stützel NE Malsch; 120 m; Alluvionen; Brücke an einem Graben zwischen Wiesen; ältere, senkrechte, SE-exp. Betonmauer; 2500 cm².

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Carolinea - Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland

Jahr/Year: 2007

Band/Volume: 65

Autor(en)/Author(s): Ahrens Matthias

Artikel/Article: Wachstum und Reproduktion des epiphytischen Laubmooses Leucodon sciuroides in der nördlichen Oberrheinebene (Südwestdeutschland) 69-103