

pH-Wert an der Rindenoberfläche und Substratpräferenz epiphytischer Moose in alten Eichen-Hainbuchen- Beständen der Kinzig-Aue (Untermainebene, Hessen)

Werner Manzke

Zusammenfassung: Untersucht wurden die pH-Reaktionen der Rindenoberfläche und ihr möglicher Einfluss auf die Zusammensetzung der Moosvegetation an den Stämmen von *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* und *Quercus robur*. Dazu wurden in der niederschlagsarmen Untermainebene regelmäßig überflutete Altbestände des Stellario-Carpinetum stachyetosum ausgewählt, für jede Baumart jeweils 25 Altbäume mit gut ausgebildeter Moosbedeckung selektiert, die Frequenzen der Moosarten in Abhängigkeit von der Stammhöhe (bis 2 m) ermittelt und mit 3280 Messungen die pH-Werte unmittelbar an den Wuchsorten der Moose wie auch auf den unbesiedelten Stammbereichen mit Hilfe einer pH-Einstabmesskette für Oberflächenmessungen bestimmt. Für das Untersuchungsgebiet konnten folgende Ergebnisse ermittelt werden:

1. Die Borke des Feldahorns weist pH-Werte auf, die vom schwach sauren bis weit in den basischen Bereich hinein reichen, sich weder zwischen den einzelnen Bäumen noch mit der Stammhöhe wesentlich ändern und auch zwischen den besiedelten und unbesiedelten Stammseiten kaum Unterschiede erkennen lassen.
2. Die Rinde der untersuchten Hainbuchen-Stämme reagiert an der Oberfläche sauer bis schwach sauer, die Unterschiede zwischen den einzelnen Bäumen und zwischen den moosfreien und moosbedeckten Stammseiten sind gering, jedoch werden an den von Überflutungen beeinflussten Stammbasen höhere pH-Werte erreicht.
3. Bei Esche, Winterlinde und Stieleiche zeigt die Borke auf den unbesiedelten Rückseiten aller untersuchten Stämme eine eindeutig saure Reaktion, während die von Moosen besiedelten Stammseiten insgesamt höhere pH-Werte aufweisen, die zudem zwischen den einzelnen Bäumen stark differieren und mit der Stammhöhe abnehmen können. Je nach Baumart werden auf einem bis zu zwei Dritteln der Bäume pH-Werte erreicht, wie sie für den Feldahorn charakteristisch sind. In der Regel sind dies Altbäume mit einer ausgeprägten „Wetterseite“ (geneigte und/oder gegabelte Stämme mit lichter Krone). Auf der vom Stammablauf beeinflussten Stammseite ist die Borke unter und im Randbereich der Moosdecke meist stark abgeschliffen und löst sich leicht in dünnen Plättchen ab. Die pH-Werte können dann bis zu vier pH-Einheiten über den Werten der Stammrückseite liegen. Die Untersuchungsergebnisse lassen den Schluss zu, dass (bei Laubbaumarten oder Laubbäumen mit rissiger Rinde) die Verwitterung als starker „Umweltfaktor“ auf den Säuregehalt der Rinde Einfluss nehmen und die artspezifischen Unterschiede überdecken kann. Wahrscheinlich wird die Verwitterung der Rinde durch eine hohe Luftfeuchtigkeit (wie sie in ungestörten Auenwäldern gegeben ist) und eine dichte, wasserspeichernde Moosdecke gefördert.

4. Auf den untersuchten Bäumen konnten Populationen von 45 Moosarten nachgewiesen werden. Davon sind 21 Arten zumindest auf einer Baumart mit höherer Frequenz (> 30 %) vertreten, darunter 9 Arten, deren Bestände überwiegend hohe Deckungswerte erreichen.

5. Basenzeiger bevorzugen die Stämme des Feldahorns und sind nur dann auf der Rinde der anderen Baumarten vertreten, wenn diese vergleichbar hohe pH-Werte aufweist.

6. Säurezeiger meiden die Feldahornbäume, nehmen von der Esche über die Hainbuche und Winterlinde bis zur Stieleiche allmählich zu, bleiben aber meist auf die oberen Stammabschnitte (und die Randbereiche der Moosdecke) beschränkt und bilden nur sehr selten optimale Bestände aus.

7. Schwachsäurezeiger stellen auf allen Baumarten einen wichtigen Teil der Moosvegetation. Die von ihnen besiedelten Standorte erstrecken sich über einen weiten pH-Bereich (Spanne etwa 2,5 bis 3,5 pH-Einheiten). Sie vermitteln allmählich in sehr feinen Abstufungen zwischen den Acidophyten und Basiphyten, wobei ein Teil der Arten stärker auf saure, ein weiterer Teil stärker auf basische Substrate vordringt. Die Unterschiede sind so fein, dass eine scharfe Grenzziehung (zur Aufteilung in ökologische Gruppen) nur schwer möglich ist.

Abstract: Bark surface pH and substrate preference of corticolous bryophytes in old-growth stands of a flood plain forest in the Main lowlands (Province Hesse, Germany).

Acidity of bark surface and its possible influence on the species composition of the bryophyte vegetation on trunks of *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* and *Quercus robur* were investigated. In regularly flooded old-growth forest stands (Stellario-Carpinetum stachyetosum) therefore 25 trees with well developed moss cover (at least 2 m above ground level on one stem side) were selected for every tree species. Frequencies of bryophyte species in relation to stem height were determined, and pH of bark surface were measured (n = 3280) using a „flat-head“ electrode for direct measuring. Bark pH values were studied both for inhabited bark parts on the stem sides mainly covered by bryophytes and for uninhabited parts on the opposite back of stems.

1. Trees of *Acer campestre* have a weakly acidic to alkaline reacting bark, and there are no significant differences of pH values between single trees, at different stem heights or between stem sides with or without epiphytic bryophytes.

2. Bark surface of investigated *Carpinus betulus* trees shows acidic to weakly acidic pH reactions. Differences between individual trees and moss covered and uncovered trunk sides are only modest, but bark at periodically inundated tree bases has higher pH values (within weakly acidic to neutral range).

3. Unoccupied bark on the back of all investigated *Fraxinus excelsior*, *Tilia cordata* and *Quercus robur* boles shows a distinctly acidic reaction. However bryophyte covered sides have higher pH values; these differ between single trees and acidity can increase with height above ground level. Depending on tree species, between one- and two-thirds of the boles pH values reach a level usually characteristic for field maple trees. As a rule these are old (slightly to strongly inclined or forked) specimens with marked sides exposed to the weather. On the bole sides influenced by stem flow the bark is often strongly polished and flaky under and nearby moss cover. There, pH values can be up to four units higher than values on opposite stem backs. That permits the conclusion, that weathering as a strong „environmental factor“ can influence bark acidity (of deciduous trees with fissured bark) and cover up interspecific differences. Obviously decomposition of the outer layer of the old bark is favoured by high air humidity (as given in undisturbed bottom land forests) and a thick, water-retaining moss cover. Because trees of one species growing side by side and because of the uniform, distinctly acidic pH reaction of bark on the back of all trees it is unlikely that intraspecific variation is caused by differences in base and lime content of the alluvial soils.

4. Investigated trees harbour populations of 45 bryophyte species. Of these, 21 species exhibit higher frequencies (> 30 %) on at least one tree species, with 9 becoming dominant species (*Anomodon attenuatus*, *Brachythecium rutabulum*, *Homalia trichomanoides*, *Hypnum cupressiforme*, *Isothecium alopecuroides*, *Metzgeria furcata*, *Neckera complanata* and the epigeic *Eurhynchium praelongum* and *Thamnobryum alopecurum*).

5. Indicators of alkaline substrata (e.g. *Homalothecium sericeum*, *Anomodon viticulosus*, *Neckera complanata*, *Anomodon attenuatus*, *Porella platyphylla*) prefer boles of field maple and occupy trunks of other tree species only then when their bark has comparable high pH values.

6. Acidity indicators (e.g. *Dicranum montanum*, *Plagiothecium laetum*) avoid trees of field maple. Frequencies increase gradually from European ash over hornbeam and small-leaved lime to pedunculate oak. However they are mostly restricted to higher parts of the trunks (and edge areas of moss vegetation cover) and very rarely build up extensive populations.

7. Indicators of moderately acidic conditions play an important role on all examined trees. Their bark substrates have a wide pH range (span about 2,5 to 3,5 pH units). They mediate gradually between acidophytic and basiphytic species, some of them extend more into basic some others more into acidic range. Because of their wide overlapping pH amplitudes a subdivision into ecological groups is scarcely realizable.

Einleitung

Ob Epiphyten „wirtsspezifisch“ sind oder nicht, ist davon abhängig, wie man „spezifisch“ definiert und welche Gebiete und Habitats untersucht wurden (BARKMAN 1958: 145). Verschiedene Studien haben inzwischen aufgezeigt, dass kortikole Moose in ihrem Verbreitungsgebiet nicht an die Stämme einer einzigen Baumart gebunden sind (PALMER 1986, SCHMITT & SLACK 1990, BATES 2000), werden jedoch im Rahmen der Untersuchungen „Klima, Standortbedingungen und Alter der Waldbestände konstant gehalten“ (SCHMITT & SLACK 1990: 273), dann können durchaus deutliche Beziehungen zwischen der Zusammensetzung der Moosvegetation und bestimmten „Gruppen von Baumarten“ (GONZÁLEZ-MANCEBO & LOSADA-LIMA 2003: 392) oder „Typen von Bäumen und Stämmen“ (INGERPUU & VELLAK 2007: 316) festgestellt werden. Epiphyten zeigen mehr oder weniger starke Präferenzen für bestimmte Habitat- und Substratbedingungen, die auf manchen Phorophyten aufgrund arttypischer Eigenschaften und umweltbedingter Einflüsse eher verwirklicht sind als auf anderen.

Neben der Wasserspeicherkapazität und dem Nährstoffgehalt wird die Acidität der Rinde als wichtiger Faktor für die Differenzierung der Epiphytenvegetation eingestuft (BILLINGS & DREW 1938, HALE 1955, BARKMAN 1958: 107, SMITH 1982, KUUSINEN 1996, MEŽAKA & ZNOTIŇA 2006), unter Baumarten mit ähnlichen physikalischen Rindeneigenschaften kann sie zum bestimmenden Faktor werden (BATES 1992, 2000). Auf der anderen Seite verlieren mit zunehmender Humidität des Klimas die Substratfaktoren möglicherweise stark an Einfluss (PHILLIPS 1951, BARKMAN 1958: 150–155, 158–163, 172, FRAHM 1992, 1998: 46, 119, DÜLL 2001, WERNER 1998), die Annahme einer „ökologischen Kompensation“ ist jedoch bisher (für die Moose) wenig untersucht und statistisch nicht gut abgesichert. Zudem ist die Vorliebe von Epiphyten für ganz bestimmte Rindeneigenschaften auch unter niederschlagsreichen und sehr luftfeuchten Klimabedingungen nachgewiesen worden (BATES 1992, KERMIT & GAUSLAA 2001, GONZÁLEZ-MANCEBO & LOSADA-LIMA 2003).

Die Rinden europäischer Baumarten reagieren stark sauer bis schwach alkalisch (BARKMAN 1958: 108, STAXÄNG 1969, BISANG 1985, FRAHM 1992, GAUSLAA 1995, KUUSINEN 1996). BARKMAN hat mithilfe der epiphytischen Vegetation drei Hauptgruppen von Gehölzarten unterschieden und diese auch durch pH-Bereiche abgegrenzt, aber auch darauf hingewiesen, dass zwischen diesen

Artengruppen (und zwischen einzelnen Baum- und Straucharten) große Überschneidungsbereiche vorhanden sind (1958: 139–140, 144). Die intraspezifische Variation ist groß (BATES 2000), sogar an offensichtlich homogenen Standorten (GAUSLAA 1985). Und selbst zwischen verschiedenen Stellen eines einzigen Stammes können Unterschiede von mehreren pH-Einheiten auftreten, wie dies GILBERT (1970: 617) am Beispiel einer Esche verdeutlicht.

Das Vorkommen von basiphytischen Moosen auf Bäumen mit primär saurer Rinde ist immer wieder beschrieben worden. Im Vergleich mit jungen Bäumen konnten auf Altbäumen des Zuckerahorns (*Acer saccharum*), für dessen Borke HALE (1955) pH-Werte von 5 bis 6,1(–6,6) ermittelte, kalzikole und mesophytische Arten mit größerer Abundanz festgestellt werden, möglich also, dass sich Wasserhaltekapazität, Nährstoffgehalt und pH der Borke mit dem Alter der Bäume ändern (MCGEE & KIMMERER 2002). Im Falle des pH-Wertes liegen jedoch für altersbedingte Veränderungen sehr unterschiedliche Ergebnisse vor: Je nach untersuchter Baumart und Region haben alte Bäume einen (leicht) höheren pH-Wert (STAXÄNG 1969, BATES 1992: *Fraxinus excelsior*), ist zwischen alten und jungen Bäumen kein Unterschied feststellbar (FRAHM 1995, BATES 1992: *Quercus petraea*), nimmt der pH-Wert mit zunehmendem Umfang des Stammes ab (DU RIETZ 1945: *Populus tremula*, LÖTSCHERT & KÖHM 1973, BROWN 1982).

Kontaminationen der Rinde mit basenhaltigen Stäuben, Schlickablagerungen oder Erde können den pH-Wert erhöhen und die Etablierung von basiphytischen Moosen ermöglichen (BARKMAN 1958: 21, 99–102, SJÖGREN 1961), sind in geschlossenen Waldbeständen und auf nicht von Überflutungen beeinflussten Bäumen oder Stammbereichen sehr wahrscheinlich keine einflussreichen Faktoren. Das in geschlossenen Laubwäldern beobachtete Nebeneinander von acidophytischen und basiphytischen Epiphytengesellschaften auf Baumarten mit (artspezifisch) saurer Rinde erklärt SJÖGREN (1961: 106) in Anlehnung an HALE (1955) damit, dass in ihnen Baumarten mit basenreicher Rinde und Basiphyten vorherrschen und somit die Ausbreitungs- und Ansiedlungschancen günstig sind. Ähnlich deutet FRAHM (1995) das Auftreten von *Anomodon viticulosus* und anderen Basiphyten auf der Borke von *Quercus petraea* in einem Muschelkalkgebiet der Vogesen. Als entscheidend wird eingestuft, dass diese Kalksteine und Felsen im Waldbestand besiedeln und daher leicht auf benachbarte Bäume übergreifen können, unabhängig von der Acidität der Rinde. Für die Eichenborke konnten im Vergleich mit einem anderen Traubeneichen-Wald über Silikatgestein nur leicht erhöhte pH-Werte ermittelt werden (leider nur mit insgesamt sechs Messungen für beide Waldgebiete).

Vermutet wird, dass die Bodenbedingungen, über die Aufnahme von Nährstoffen durch die Baumwurzeln, die Chemie der Rinde und damit indirekt die Epiphytenvegetation bestimmen (BARKMAN 1958: 156, GAUSLAA 1985, 1995, GAUSLAA & HOLIEN 1998, GUSTAFSSON & ERIKSSON 1995, BATES 2000, GOWARD & ARSENAULT 2000, KERMIT & GAUSLAA 2001, CAMPBELL & FREDEEN 2007), aber die Korrelationen sind nicht immer sehr deutlich, und Umsicht ist angebracht beim Interpretieren der Korrelationen zwischen Rinden- und Bodeneigenschaften (BATES 1992).

In Waldgebieten der Oberrheinebene hat PHILIPPI (2005a) die Frequenzen baumbewohnender Moose auf den häufigeren Baumarten untersucht und konnte für *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Quercus petraea*, *Fraxinus excelsior* und *Ulmus laevis* auch zwischen benachbarten Bäumen derselben Art auffallende floristische Unterschiede feststellen, die sich nicht immer mit (im Gelände unmittelbar erkennbaren) Standortfaktoren erklären ließen. Im Falle von *Quercus robur* und *Quercus petraea* wird auf Stämme mit reicheren Beständen basiphytischer Moose aufmerksam gemacht, die im Bereich des Stammablaufes eine dünnere (und blättrige) Borke aufweisen als auf der entgegengesetzten trockenen Stammseite (PHILIPPI 1972: 46, 2005b: 74). Je dünner die Borke, „desto artenreicher ist die Moosflora entwickelt“ (PHILIPPI 2005a: 76).

Ob derartige umweltbedingte Veränderungen der Baumrinde auch bei anderen Gehölzarten eine wichtige Rolle spielen und inwieweit sie mit Veränderungen der Acidität an der Oberfläche der Rinde einhergehen, ist bisher nicht untersucht worden. Die Suche nach Antworten auf folgende Fragen stand daher im Vordergrund der Untersuchung: 1. Wie groß sind die artspezifischen Unterschiede im Säuregrad der Rindenoberfläche von *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* und *Quercus robur* (auf Altbäumen unter naturnahen Standortbedingungen)? 2. Wie groß sind die Unterschiede zwischen den Exemplaren einer Baumart? 3. Wie groß sind die Unterschiede zwischen den pH-Werten der besiedelten und unbesiedelten Stammseiten? 4. Wie stark verändert sich das pH mit der Stammhöhe? 5. Sind Beziehungen zwischen der Acidität der Rindenoberfläche und der epiphytischen Moosflora erkennbar?

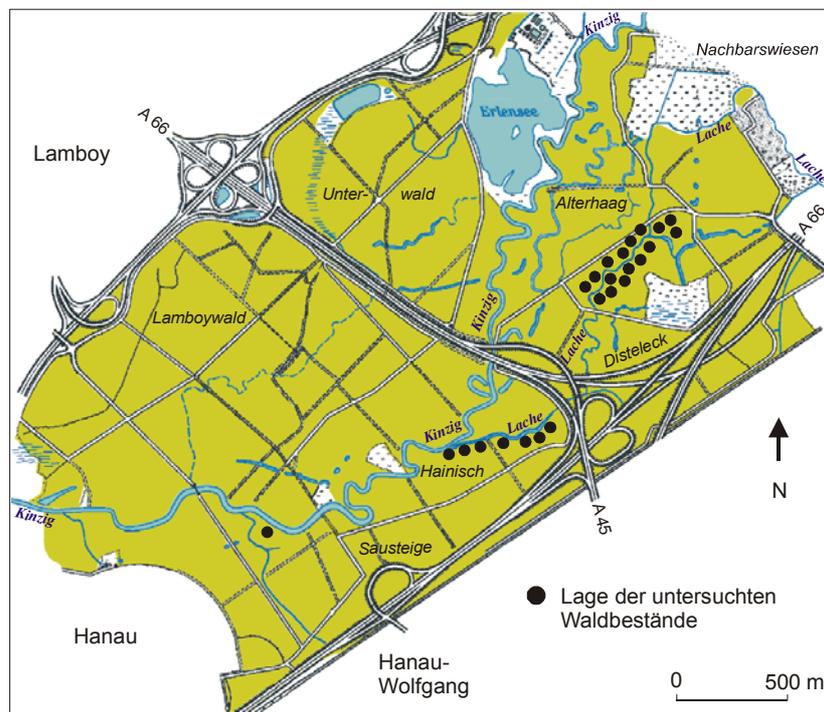


Abb. 1: Lage der untersuchten Eichen-Hainbuchen-Bestände (Kartengrundlage: TK 5819 Hanau, 1:25.000).

Das Untersuchungsgebiet

Die untersuchten Waldbestände sind Teil eines historisch alten, etwa 530 ha großen Waldgebietes am Unterlauf der Kinzig in der östlichen Untermainebene (Abb. 1). Für das Gebiet wird heute (irreführend) der Name „Bulau“ verwendet, der ursprünglich ein altes, weit größeres Wildbanngebiet bezeichnete (KEMPF 2003), das die Wälder der Kinzig-Aue nur teilweise mit einschloss. Die Kinzig ist hier zwischen den Siedlungsgebieten Hanau und Rückingen (TK 5819/4) weitgehend unbegradigt, durchzieht zusammen mit einem kleineren Nebenfluss, der Lache, das Waldgebiet mit weiten Flusschlingen, mehreren Altläufen und Hochflutrinnen und überflutet bei extremem Hochwasser noch große Teile der ausgedehnten Eichen-Hainbuchen-Wälder.

Für die Untersuchung wurden im Überschwemmungsbereich der beiden Fließgewässer Altbestände des Stellario-Carpinetum stachyetosum mit vergleichbarem Licht- und Feuchteklima ausgewählt (Anhang: Tab. 1). Diese sind vermutlich aus ehemals lichten Hutewäldern hervorgegangen und wurden noch bis in die jüngste Vergangenheit forstlich bewirtschaftet (ein Großteil der Flächen liegt in einem 20 ha großen Bestand, der 1993 als Naturwald-Reservat aus der Nutzung genommen wurde). In der Regel bilden die sehr alten Bäume von Stieleiche und Esche eine obere Baumschicht, während Hainbuche, Winterlinde und Feldahorn mit wechselnden Anteilen die untere Baumschicht bestimmen. Die Alteichen weisen durchweg starke Schäden im Kronenbereich auf und erreichen daher nur geringe Deckungswerte, im Vergleich mit Esche, Linde und Hainbuche ist die Stieleiche seltener mit Jungpflanzen in der Krautschicht vertreten und fehlt in der Strauch- und unteren Baumschicht ganz. Die Moose *Thamnobryum alopecurum* und *Eurhynchium praelongum* sind regelmäßig, kleinflächig auch mit größeren Beständen, in der Krautschicht und häufig auch an der Stammbasis älterer Bäume vorhanden. Gleichartige, im Wasserhaushalt ungestörte Eichen-Hainbuchen-Altbestände sind heute im Rhein-Main-Tiefland nicht mehr vorhanden.

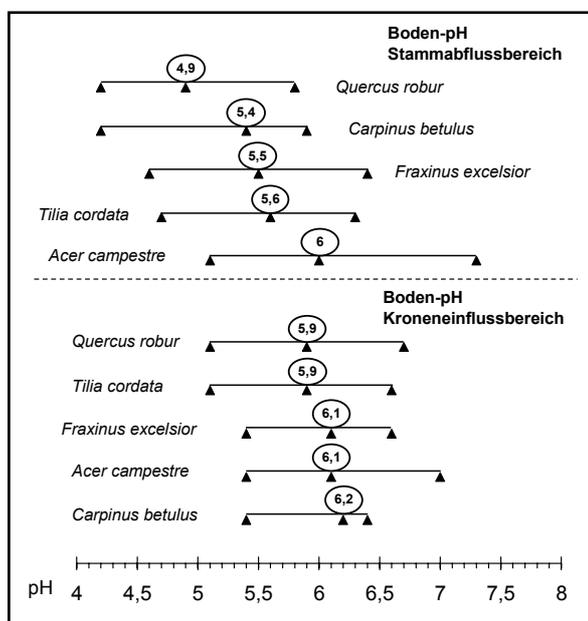


Abb. 2: Reaktion der Bodenoberfläche (pH H₂O) der untersuchten Eichen-Hainbuchen-Bestände. Gemessen wurde im Stammabflussbereich (n = 218) und im Kroneneinflussbereich, etwa 2–3 m vom Stamm entfernt (n = 256). Aufgetragen und durch eine Linie verbunden sind die Minimal-, Median- und Maximalwerte.

Aus den schluffigen Hochflutlehmen am Rande von Kinzig und Lache haben sich nährstoffreiche Auenböden und Auengleye entwickelt, die kalkfrei (BARGON 1984: 70–71, 77, 107–108) oder „mitunter sogar noch schwach kalkhaltig“ (SABEL 1998:136) sein können. Messungen (pH H₂O) an der Bodenoberfläche etwa 2–3 m von den untersuchten Stämmen entfernt ergaben relativ ähnliche Medianwerte von pH 5,9 bis 6,2, im Stammabflussbereich wurden, mit Ausnahme der Feldahornbäume, deutlich niedrigere Werte ermittelt (Abb. 2). Die Standorte werden regelmäßig jährlich überflutet, während der Untersuchung im Frühsommer lag der Grundwasserstand an der Lache im Bereich der Prallhänge etwa 150 cm unter der Geländeoberfläche, für die Auengleye wird ein mittlerer Grundwasserstand von 50–80 cm angegeben (BARGON 1984). Gesteinsstandorte fehlen in den Auswahlflächen, sind in größerer Entfernung an Kiesbänken und an künstlichen Uferbefestigungen oder Brücken vorhanden, als Substrat für die untersuchten Moose jedoch unbedeutend.

Das Klima am östlichen Rand der Untermainebene zeichnet sich durch Niederschlagsarmut und milde Winter aus. Die Niederschlagssummen für das Mündungsgebiet der Kinzig erreichen im langjährigen Mittel Werte zwischen 600 bis 650 mm, die Jahresmittel für die Lufttemperatur liegen zwischen 9 ° und 10 °C. Hauptwindrichtungen sind Südwest und Nordost (DEUTSCHER WETTERDIENST 1950).

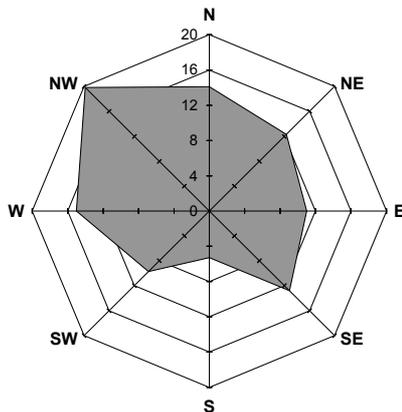


Abb. 3: Expositionen der mit Moosen besiedelten Stammseiten, zum Teil wurden mehrere Expositionen pro Baum aufgenommen (Skala = Anteile in %).

Methoden

Die Untersuchung wurde im Frühsommer (Mai, Juni) 2004 und 2005 durchgeführt. Ziel war es, den Säuregrad der Rindenoberfläche unter möglichst naturnahen und vergleichbaren Standortbedingungen zu erfassen und Veränderungen mit der Stammhöhe auch im Bereich der Moosvegetation zu untersuchen. Dazu war eine gezielte Auswahl von Waldbeständen und Altbäumen notwendig.

Für die Gehölzarten *Acer campestre*, *Fraxinus excelsior*, *Carpinus betulus*, *Tilia cordata* und *Quercus robur* wurden daher Bäume ausgesucht, die mindestens bis in einer Stammhöhe von 2 m von Moosen besiedelt wurden, deren Stämme nicht durch benachbarte Sträucher beschattet wurden und die sich nicht im Bereich von größeren Lichtungen befanden. Die Wuchsorte aller ausgewählten Bäume werden auch bei extremem Hochwasser nur flach überflutet, so dass der Wasserstand am Stamm in der Regel eine Höhe von etwa 10–30 cm erreicht und eine Stammhöhe von 50 cm nicht übersteigt. Bei *Quercus robur* und *Fraxinus excelsior* handelt es sich durchweg um alte bis sehr alte Bäume, für die anderen Baumarten musste aus Mangel an verfügbaren Altbäumen auch auf jüngere Stämme zurückgegriffen werden, die aber alle einen Mindestdurchmesser von 30 cm in Brusthöhe aufwiesen. Die meisten Stämme waren mehr oder weniger stark geneigt, jedoch nur selten wurde eine Neigung von mehr als 20 ° erreicht (Tab. 2). Die Bäume waren bevorzugt auf den westlichen und nördlichen Stammseiten von Moosen besiedelt (Abb. 3). Die Suche nach geeigneten Bäumen blieb weitgehend auf die Altbestände im Naturwaldreservat und im Mündungsgebiet der Lache beschränkt (Abb. 1), und wurde beendet, nachdem für jede der Baumarten 25 geeignete Stämme aufgefunden waren. Die ausgewählten Stämme sind gleichmäßig über das engere Untersuchungsgebiet verteilt, mit Ausnahme der Feldahornbäume, die in einigen Waldbeständen etwas gehäuft auftreten können (Anhang: Tab. 1).

Die Frequenzen der Moosarten wurden für drei Höhenbereiche am Stamm (< 0,5 m, 0,5–1 m, > 1–2 m) ermittelt. Dazu wurden alle Arten auf den jeweiligen Stammabschnitten ohne Berücksichtigung der Deckungsanteile erfasst, dominant auftretende Arten wurden jedoch in den Artenlisten gekennzeichnet.

Tab. 2: Anzahl der Moosarten und Angaben zum Durchmesser (in Brusthöhe) und zur Neigung der ausgewählten Bäume.

Baumarten	Gesamtanzahl Moosarten	Spanne Artenzahlen	Artenzahl Ø	Stammdurchmesser cm	Stammneigung	Stammneigung Ø
<i>Acer campestre</i>	21	5-14	9,2	30-60	0-23 °	11,2 °
<i>Fraxinus excelsior</i>	29	7-15	10,3	70-120	0-23 °	10 °
<i>Carpinus betulus</i>	31	6-15	9,6	40-80	0-30 °	14,6 °
<i>Tilia cordata</i>	24	6-12	8,4	30-90	0-24 °	13,8 °
<i>Quercus robur</i>	28	7-15	10,7	80-140	3-15 °	8,9 °

Die pH-Werte wurden unmittelbar im Gelände an der mit destilliertem Wasser angefeuchteten Rindenoberfläche mithilfe einer Flachmembran-Glaselektrode (Sen Tix Sur von WTW) und einem tragbaren pH-Messgerät (Hanna instruments HI 8314, Messgenauigkeit $\pm 0,01$ pH) bestimmt. Diese einfache Methode (mit H₂O oder KCl -Lösung) wird schon lange zur Untersuchung von Substratoberflächen im Freiland angewandt (WIRTH 1972, 1995, SCHUMACKER & FRAHM 1986, BATES 1992, GAUSLAA 1995), hat auch den Vergleich mit den gebräuchlichen Labormethoden bestanden (FARMER et al. 1990, GAUSLAA 1995) und dürfte für epiphytische Moose ökologisch relevantere Werte liefern (FRAHM 1992, HOBOHM 1998).

Gemessen wurde auf freiliegenden Rindenflächen im Bereich von Vegetationslücken, am Rande von Moospolstern oder Moosdecken. Die Messpunkte sind daher im Bereich der Moosvegetation unregelmäßig verteilt, zwischen den Messpunkten wurde jedoch ein Höhen- oder Seitenabstand von etwa 5-10 cm eingehalten. Auf der unbesiedelten Stammseite wurden die Messdaten ungefähr in der Mitte des Stammes mit einem Höhenabstand von 5-10 cm erhoben. Die Rinde im Bereich von Wundstellen wurde nicht miteinbezogen, weiter wurde darauf geachtet, dass die untersuchten Rindenpartien weitgehend frei waren von Humus, Algenüberzügen, Flechtengrus oder Pilzlagern. Schluffige Überzüge an der Stammbasis wurden jedoch toleriert. Mit Ausnahme des Anfeuchtens wurden die Probeflächen nicht weiter behandelt. Voruntersuchungen auf der unbesiedelten Rückseite von *Quercus robur*-Stämmen ergaben, dass ein maßvolles Säubern der Oberfläche mit einer Drahtbürste keine wesentlichen pH-Unterschiede hervorruft.

Auf den besiedelten Stammseiten wurden die pH-Werte für drei Höhenbereiche ($< 0,5$ m, $0,5-1$ m, $> 1-2$ m), auf den unbesiedelten Rückseiten für zwei Höhenbereiche ($0,5-1$ m, $> 1-2$ m) bestimmt. Insgesamt wurden, mit etwa 23–29 Messungen pro Baum, 3280 pH-Werte ermittelt und ausgewertet.

Begrifflich zu unterscheiden ist zwischen der Borke (z. B. bei Feldahorn, Esche, Stieleiche und Winterlinde) und dem Oberflächenperiderm (z. B. bei Hainbuche und Buche), wobei der Begriff Rinde übergeordnet verwendet wird. Die Definitionen für Säurezeiger (pH 3,5–5,5), Schwachsäurezeiger (pH 4,5–7,5) und Basenzeiger (pH 5,5–8) orientieren sich an den Einteilungen von LANDOLT (1977). Die Nomenklatur folgt KOPERSKI et al. (2000). Für die Aufnahmen der Waldvegetation wurde die Artmächtigkeit nach BRAUN-BLANQUET (1928) mithilfe einer siebenstufigen Skala (r, +, 1–5) festgehalten.

Statistische Bearbeitung

Für die Untersuchung wurde eine bewusste Auswahl von Waldflächen und Bäumen vorgenommen. In den Altbeständen des Naturwaldreservates sind (fast) alle Altbäume der

genannten Baumarten untersucht worden, die mindestens bis in einer Stammhöhe von 2 m von Moosen bedeckt waren. Die Ergebnisse gelten für Altbäume mit einem entsprechenden Moosbewuchs in naturnahen Eichen-Hainbuchen-Altbeständen der „Bulau“ mit ungestörtem Wasserhaushalt und Bestandsklima, eine Verallgemeinerung war nicht Sinn der Untersuchung.

Die unterschiedenen Höhenbereiche (Baumbasen im Überflutungsbereich, höher gelegene, vom Regen beeinflusste Stammabschnitte und Stammbereiche im Regenschatten) weisen unterschiedliche ökologische Bedingungen auf, die für Kryptogamen relevant sind. Die pH-Messpunkte wurden zufällig ausgewählt. Arithmetische Mittelwerte wurden daher mit dem zweiseitigen t-Test für unabhängige Stichproben (unter der Annahme ungleicher Varianzen) verglichen (Anhang: Tab. 3 u. 4). Die Standardanalysen erfolgten mit MS Excel 2003, das statistische Signifikanzniveau wurde bei $p < 0,05$ festgelegt. Für grafische Darstellungen und Vergleiche werden, wenn nicht anders angegeben, die Zentralwerte, die oberen und unteren Quartile und die Extremwerte eingesetzt.

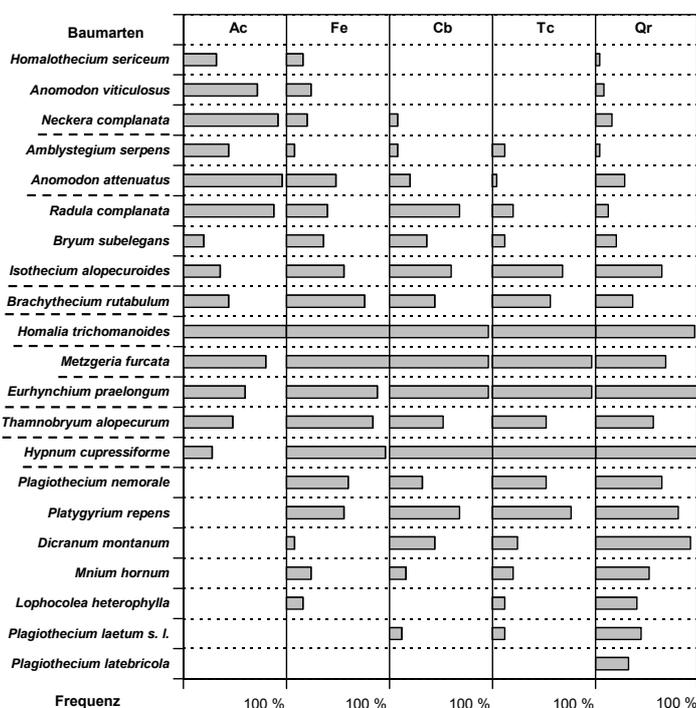


Abb. 4: Frequenzen (%) der Moosarten, die auf mindestens 8 Bäumen (= 32 %) einer Baumart nachweisbar waren, unabhängig von der Höhe des Vorkommens am Stamm. Häufig dominant auftretende Arten wurden durch Unterstreichungen hervorgehoben. Ac = *Acer campestre*, Fe = *Fraxinus excelsior*, Cb = *Carpinus betulus*, Tc = *Tilia cordata*, Qr = *Quercus robur*.

Weitere Arten (mit Frequenzangaben in %): *Amblystegium subtile*: 4 (Ac), *Anomodon longifolius*: 4 (Ac), *Brachythecium populeum*: 12 (Ac), 8 (Fe), 4 (Tc), *Brachythecium velutinum*: 12 (Ac), 4 (Fe), 12 (Qr), *Dicranum scoparium*: 4 (Cb), *Eurhynchium hians*: 4 (Fe), 4 (Tc), *Fissidens gymnanthus*: 8 (Cb), *Fissidens taxifolius*: 12 (Cb), *Frullania dilatata*: 12 (Cb), *Isoetecium mysuroides*: 16 (Fe), 4 (Cb), 4 (Tc), 12 (Qr), *Leskea polycarpa*: 8 (Fe), 16 (Cb), 4 (Qr), *Leucodon sciuroides*: 12 (Ac), 4 (Fe), *Mnium ambiguum*: 4 (Fe), *Orthotrichum affine*: 24 (Cb), 4 (Tc), *Orthotrichum diaphanum*: 8 (Cb), *Plagiochila porelloides*: 8 (Fe), 4 (Tc), *Plagiomnium affine*: 20 (Fe), 4 (Cb), 16 (Qr), *Plagiomnium undulatum*: 4 (Ac), 4 (Tc), *Porella platyphylla*: 24 (Ac), 4 (Fe), 8 (Cb), *Schistidium apocarpum*: 4 (Cb), *Tortula latifolia*: 4 (Cb), *Ulotia bruchii* 4 (Cb), *Zygodon rupestris*: 8 (Ac), *Zygodon viridissimus*: 4 (Qr).

Ergebnisse und Diskussion

Floristische Übersicht

An den Stämmen der 125 ausgewählten Bäume konnten Populationen von 45 Moosarten nachgewiesen werden. Davon waren 21 Arten zumindest auf einer Baumart mit höherer Frequenz ($> 30\%$) vertreten, darunter 9 Arten, deren Bestände überwiegend hohe Deckungswerte erreichten (Abb. 4). Basiphyten sind auf allen Baumarten vertreten, zeigen jedoch deutliche Präferenzen für die Stämme des Feldahorns. Ausgesprochene Acidophyten fehlen auf der Feldahornborke und selbst *Hypnum cupressiforme* erreicht nur eine geringe Frequenz und geringe Deckungswerte. Acidophytische Arten nehmen allmählich von der Esche über Hainbuche und Winterlinde bis zur Stieleiche zu, bilden aber auf keinem der Bäume umfangreiche Bestände aus. Arten, die einen weiten pH-Bereich zu besiedeln vermögen und einen Schwerpunkt im schwach sauren Bereich haben, sind auf den Stämmen aller Baumarten verbreitet und häufig dominant.

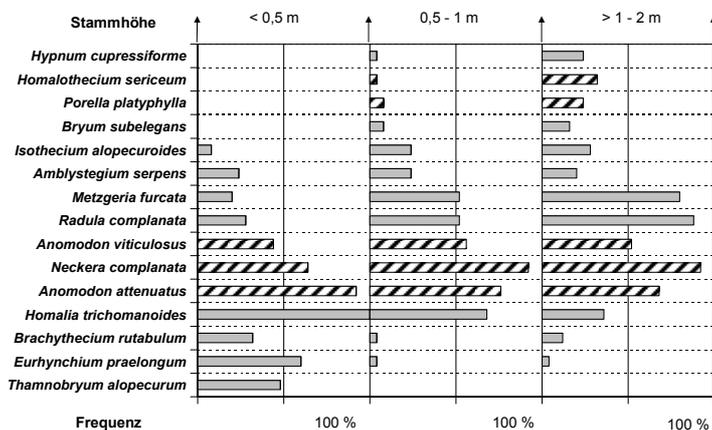


Abb. 5: Frequenz (%) und Höhenverbreitung wichtiger Moosarten auf *Acer campestre* (n = 25). Arten, die einen Schwerpunkt auf *A. campestre* haben, wurden durch Schraffierung hervorgehoben.

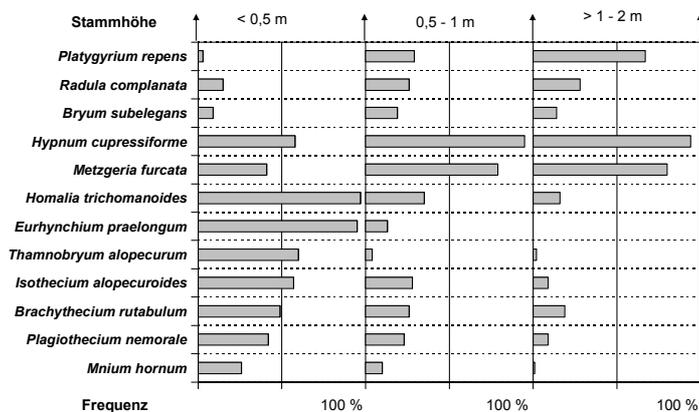


Abb. 6: Frequenz (%) und Höhenverbreitung wichtiger Arten auf den Stämmen (n = 100) von *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* und *Tilia cordata*.

Feldahorn (*Acer campestre*)

Die Bäume des Feldahorns zeichnen sich durch ein charakteristisches Artenspektrum (Fehlen von Acidophyten, starke Beteiligung von Basiphyten) aus, häufig zudem durch einen üppigen Moosbewuchs, der mehrere Meter den Stamm hinaufreichen und sich (bei schwach geneigten und jüngeren Bäumen) über alle Expositionen erstrecken kann. An der Basis sind die Bestände von *Homalia trichomanoides* und *Anomodon attenuatus* oft dominant, während die Bodenmoose *Eurhynchium praelongum* und *Thamnobryum alopecurum* im Unterschied zu den anderen Baumarten etwas zurücktreten. Mit zunehmender Stammhöhe (und abnehmender Luftfeuchte) verschieben sich die Dominanzverhältnisse zugunsten von *Neckera complanata* (Abb. 4 u. 5).

Die pH-Messungen ergeben für die Bäume der „Bulau“ ein sehr einheitliches Bild (Abb. 7). Die Borke reagiert schwach sauer bis basisch, mit Medianwerten von pH 6,9–7,1. Weder zwischen den einzelnen Bäumen noch zwischen den besiedelten und unbesiedelten Stammseiten sind wesentliche Abweichungen erkennbar, und bis in einer Höhe von 2 m waren auch keine Veränderungen mit der Stammhöhe nachweisbar. Mit Ausnahme eines im Labor ermittelten pH-Wertes von 7,0 (BISANG 1985) lagen bisher noch keine Angaben für die Borke des Feldahorns vor.

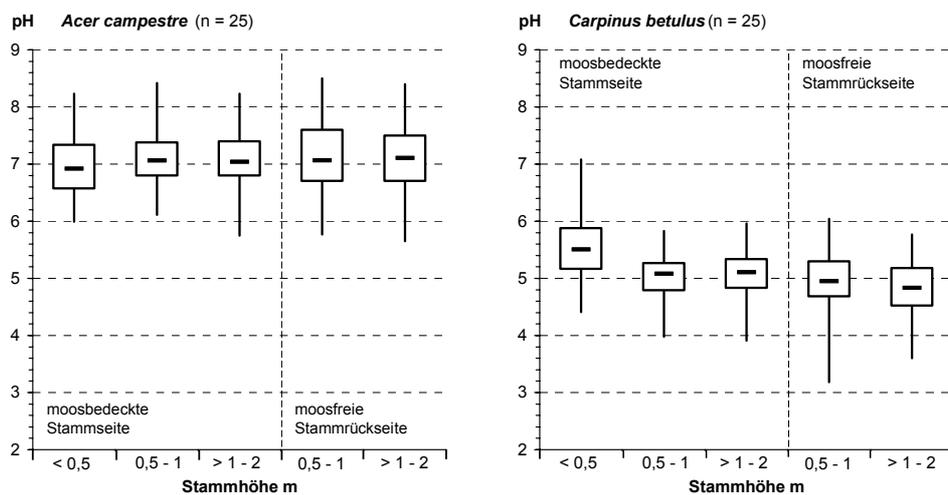


Abb. 7: pH-Reaktion (n = 689) der Borkenoberfläche von *Acer campestre* (n = 25) auf der von Moosen besiedelten Stammseite und auf der unbesiedelten Stammrückseite in Abhängigkeit von der Stammhöhe. In dieser wie in den folgenden Box-Plot-Darstellungen werden die Lage der Mediane (schwarze Balken) und der Interquartilbereiche (Länge des Rechtecks = 50 % der Messwerte) miteinander verglichen, als Endpunkte wurden die Minimal- und Maximalwerte gewählt (und durch eine Linie mit dem Rechteck verbunden).

Abb. 8: pH-Reaktion (n = 639) der Borkenoberfläche von *Carpinus betulus* (n = 25) auf der von Moosen besiedelten Stammseite und auf der unbesiedelten Stammrückseite in Abhängigkeit von der Stammhöhe.

Hainbuche (*Carpinus betulus*)

Die Bäume besitzen nur selten einen gut entwickelten Moosbewuchs. Die Vegetationsdecke wird zwischen 1 bis 1,5 m sehr schütter und reicht selten über 3 m am Stamm aufwärts. Schwachsäurezeiger sind bestimmend, an der Basis *Homalia trichomanoides*, *Isothecium alopecuroides* und *Eurhynchium praelongum*, auf den mittleren Stammabschnitten *Hypnum cupressiforme*, *Metzgeria furcata* und gelegentlich auch *Radula complanata* (Abb. 4 u. 6). Acidophytische Arten bleiben auf die oberen Stammabschnitte oder die Randbereiche beschränkt und bilden überwiegend kümmerliche Bestände aus, nur *Platygyrium repens* ist vereinzelt mit etwas umfangreicheren Beständen vertreten. Die Vorkommen basiphytischer Arten sind unbedeutend, lediglich an einem Baum waren an der etwas stärker mit Schlick überzogenen Stammbasis *Anomodon attenuatus* und *Porella platyphylla* in größerer Menge vorhanden.

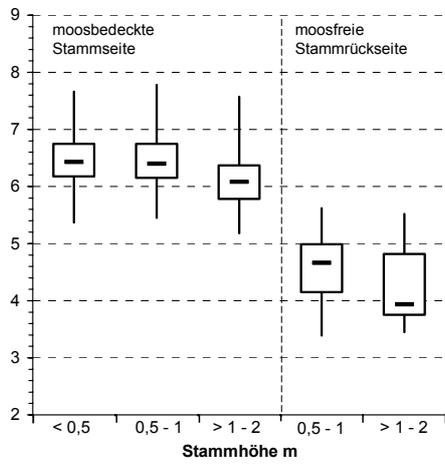
Die Rinde der Hainbuchen-Stämme, die im Alter rissig und blättrig werden kann (im Gebiet bei Stämmen ab etwa 60 cm Durchmesser in Brusthöhe) reagiert sauer bis schwach sauer, die Unterschiede zwischen den einzelnen Bäumen und zwischen den moosfreien und moosbewachsenen Stammseiten sind gering (Abb. 8). An den von Überflutungen betroffenen Stammbasen werden jedoch insgesamt höhere pH-Werte erreicht, und im Bereich von Wundstellen oder stark rissigen Rindenpartien sind kleinflächig Werte um pH 6 messbar. Dann kann *Neckera complanata* auch auf höher gelegenen Stammbereichen mit kleineren Beständen vorhanden sein. Mit Labormethoden ermittelte pH-Werte aus wenig mit Luftschadstoffen belasteten Gebieten liegen im Bereich von pH 4,2–6,3 (BARKMAN 1958: 108, BATIČ & MARTINČIČ 1985).

Esche (*Fraxinus excelsior*)

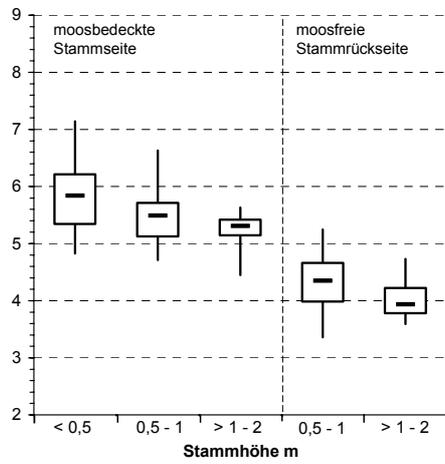
Auf den meisten der (ausgewählten) Altbäume ist bis in einer Höhe von 2 bis 2,5 m eine geschlossene Moosdecke ausgebildet, die darüber lückenhafter wird, aber 6 bis 10 m den Stamm hinauf reichen kann. Schwachsäurezeiger sind auf allen Bäumen dominant, insbesondere die Bestände von *Thamnobryum alopecurum* sind üppiger entwickelt als auf den Bäumen der anderen Holzarten. Acidophyten treten zurück und bleiben meist auf die oberen Stammbereiche beschränkt (Abb. 4 u. 6).

An allen Bäumen reagiert die rissige Borke auf der unbesiedelten, nicht oder nur selten vom Stammablauf benetzten Stammrückseite einheitlich sauer (Abb. 9a u. 9b). An den von Moosen besiedelten Stammseiten können hingegen große Unterschiede in der Oberflächenstruktur der Borke, im Säuregrad der Borke und weniger deutlich auch in der Beteiligung von Basiphyten an der Vegetationsdecke bestehen. Die Mehrzahl (n = 18) der Bäume zeichnet sich durch eine (leicht bis stark) abgeschliffene, glatte und weiche Borke aus, die bis in einer Stammhöhe von 2 m und mehr schwach sauer bis basisch reagiert. Dann (nur dann) können basiphytische Arten wie *Neckera complanata* und *Anomodon attenuatus* vorkommen (auf 12 Bäumen) und auf 7 Bäumen auch umfangreiche Bestände ausbilden. Das heißt, nicht alle Bäume und Borkenbereiche mit geeigneten pH-Bereichen sind auch tatsächlich mit Basiphyten besetzt. Auf knapp einem Drittel der Eschenbäume liegen die ermittelten pH-Werte stärker im sauren Bereich und nehmen deutlicher mit der Stammhöhe ab. Deren Borke ist kaum verwittert und ähnlich stark rissig wie auf der Stammrückseite, basiphytische Arten fehlen und *Platygyrium repens*, *Metzgeria furcata* und *Hypnum cupressiforme* beherrschen die oberen Stammbereiche. Die beiden „Gruppen“ sind nicht so scharf geschieden, wie dies die Grafiken nahelegen, da die Verwitterung der Borke vom Stammgrund aufwärts fortschreitet und unter den untersuchten Bäumen alle Stadien anzutreffen sind. Generell nimmt der pH-Wert (und der Grad der Verwitterung) der Borke auf allen Bäumen mit der Stammhöhe ab, ebenso seitlich im Randbereich der Moosdecke.

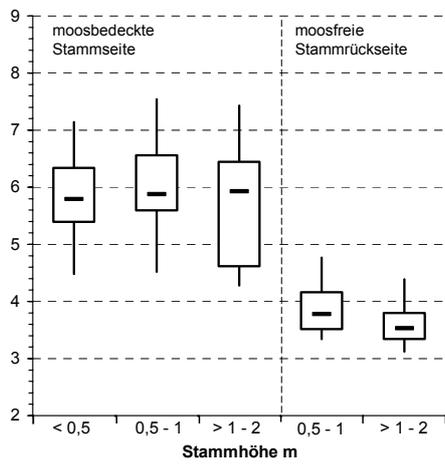
pH a. *Fraxinus excelsior* (n = 18)



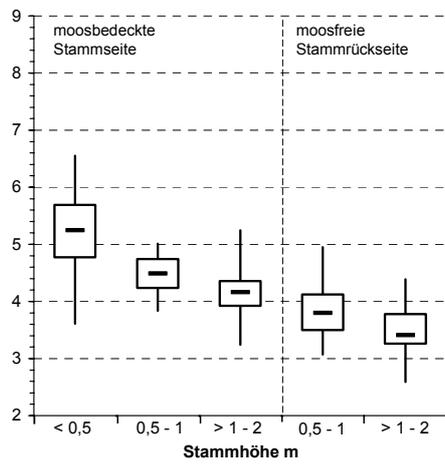
pH b. *Fraxinus excelsior* (n = 7)



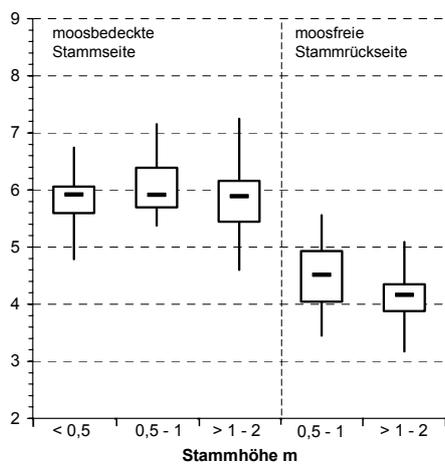
pH c. *Quercus robur* (n = 8)



pH d. *Quercus robur* (n = 17)



pH e. *Tilia cordata* (n = 10)



pH f. *Tilia cordata* (n = 15)

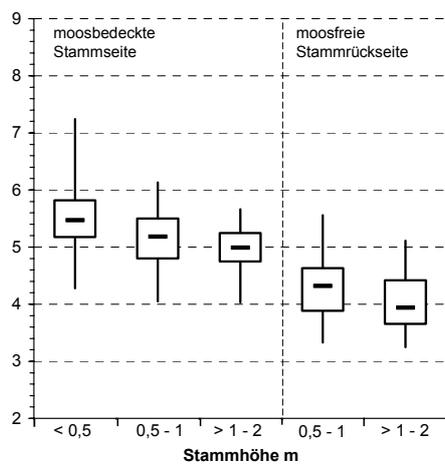


Abb. 9: pH-Reaktion der Borkenoberfläche auf der von Moosen besiedelten Stammseite und auf der unbesiedelten Stammrückseite in Abhängigkeit von der Stammhöhe (n = Anzahl der Messungen für jeweils 25 untersuchte Bäume). **a** und **b**: *Fraxinus excelsior* (n = 680), **c** und **d**: *Quercus robur* (n = 660), **e** und **f**: *Tilia cordata* (n = 612). Unterschieden und gegenübergestellt wurden jeweils Bäume, die auf der moosbedeckten Stammseite eine verwitterte Borke mit stärker basischer Reaktion oder eine unverwitterte Borke mit stärker saurer Reaktion aufweisen. Die Mittelwertunterschiede zwischen den Stichproben sind signifikant (Anhang: Tab. 4).

Der auf allen Stammrückseiten nachgewiesene hohe Säuregehalt der Außenrinde legt nahe, dass diese intraspezifische Variation weder genetisch bedingt ist noch durch Unterschiede im Basen- und Kalkgehalt der Böden hervorgerufen wird. Wahrscheinlich weist die Esche von Natur aus eine saure Borke auf, deren Acidität im Alter durch Umwelteinflüsse stark modifiziert wird. Dies erklärt vielleicht auch die Schwierigkeiten, die bislang bei der Klassifizierung der Eschenborke bestanden. So vermerkt BARKMAN (1958: 114, 137), dass die Acidität der Eschenborke vergleichbar ist mit der von *Fagus sylvatica*, an der Epiphytenvegetation jedoch stärker neutrophile Arten beteiligt sind und, wenn die Vegetation von Altbäumen verglichen wird, floristische Ähnlichkeiten mit den Ulmen- und Pappelarten feststellbar sind. PHILIPPI (2005a: 82) unterteilt die Eschenbäume im Bienwald und Hagenauer Forst (mittlere Oberrheinebene) anhand der Beteiligung oder dem Fehlen von Neutrophyten in vier Gruppen und vermutet, dass nicht alle Eschenbäume über eine „reiche Borke“ verfügen. SJÖGREN (1961: 91, 102–105) konnte an alten Bäumen der Esche eine oft sehr glatte Borke feststellen, ermittelte für die unbesiedelten Stammseiten bis zu 1,5 Einheiten niedrigere pH-Werte als für die mit Moosen bewachsenen Stammseiten und macht (auch in geschlossenen Waldbeständen) das „Staubspeichervermögen der Moosdecke“ dafür verantwortlich. Sehr straffe Korrelationen zwischen pH und Baumumfang deuten darauf hin, dass die Borkenacidität mit dem Alter der Eschenbäume abnimmt (BATES 1992).

Selbst wenn die Messergebnisse aus Gebieten mit schlechter Luftqualität unberücksichtigt bleiben, erstrecken sich die für Eschenborke im Labor ermittelten pH-Werte über einen weiten pH-Bereich von 4,4–7,4 (DU RIETZ 1945, BARKMAN 1958: 108, SJÖGREN 1961, SKYE 1968, STAXÄNG 1969, BATES & BROWN 1981, BATIČ & MARTINČIČ 1985, BATES 1992) und wenn Mittelwerte bestimmt wurden, dann liegen diese bei pH 5,1–5,5 (BARKMAN 1958: 108, BATES & BROWN 1981, BATES 1992, MEŽAKA & ZNOTIŃA 2006). Sehr niedrige Werte wurden in einem Waldgebiet im Norden Jütlands gemessen (Mittelwert pH $4,7 \pm 0,3$, n = 20), obwohl auf den 25 untersuchten etwa 100 Jahre alten Eschenbäumen eine gut entwickelte und artenreiche Epiphytenvegetation mit *Neckera complanata*, *N. pumila* und *Homalothecium sericeum* u. a. vorgefunden wurde (RASMUSSEN 1975, RASMUSSEN & JOHNSEN 1976).

Stieleiche (*Quercus robur*)

Die Moosbestände der Alteichen sind nur bis 1,5 m über dem Waldboden gut entwickelt, in größerer Höhe meist stark aufgelichtet, können aber ausnahmsweise auch noch als geschlossener Bewuchs eine Stammhöhe von etwa 7 m erreichen. Die Verhältnisse sind mit denen bei der Esche vorgefundenen vergleichbar, neben Bäumen mit tief rissiger und stark saurer Außenrinde treten, in geringerer Anzahl, Bäume mit abgeschliffener, glatter Borke und deutlich höheren pH-Werten auf, die dann auch ausgedehnte Bestände basiphytischer Moosarten beherbergen können (Abb. 9c u. 9d). Im Unterschied zur Esche fallen die pH-Werte auf allen Bäumen insgesamt deutlich niedriger aus, auf den besiedelten wie auf den unbesiedelten Stammrückseiten. Am Stammgrund sind neben mit Schluff angereicherten Borkenpartien zudem nicht selten morsche Bereiche vorhanden, entsprechend weit fallen die Spannen der pH-Werte aus und entsprechend heterogen ist das

Spektrum der besiedelnden Moose. Auf keiner der untersuchten Baumarten sind Acidophyten so zahlreich vertreten wie auf den Altbäumen der Stieleiche (Abb. 4), dennoch erreichen deren Bestände selten größere Anteile an der Gesamtbedeckung. Das mag daran liegen, dass die feuchteren (und basenreicheren) Standorte an der Basis von Schwachsäurezeigern beherrscht werden (Abb. 6) und die oberen Borkenbereiche für *Dicranum montanum*, *Platygyrium repens* und andere acidophytische Arten zu trocken sind.

Auf die unterschiedliche Borkenbeschaffenheit und die damit einhergehende Zunahme basiphytischer und neutrophytischer Epiphyten bei den Altbäumen der Stieleiche hat PHILIPPI (1972: 46, 2005a, 2005b) hingewiesen. Während die pH-Werte von SKYE (1968), STAXÄNG (1969) und FRAHM (1992) in dem von BARKMAN (1958: 108) ermittelten pH-Bereich von 3,7–5,0 liegen, hat SJÖGREN (1961) Werte von pH 4,5–7,0 gemessen, worunter die der moosfreien Stammseiten bis zu 1,4 Einheiten niedriger ausfallen als die der moosbewachsenen Stammseiten.

Winterlinde (*Tilia cordata*)

Der Moosbewuchs ist 1,5 bis 2 m über dem Waldboden gut entwickelt, in größerer Höhe meist stark aufgelockert, kann aber ausnahmsweise auch noch als geschlossene Decke eine Stammhöhe von etwa 8 m erreichen. Wie bei Esche und Stieleiche lassen sich Bäume mit rissiger und saurer Außenrinde von Bäumen mit glattgeschliffener Borke und höheren pH-Werten unterscheiden, jedoch ohne dass dies auch in einer stärkeren Beteiligung von Basiphyten zum Ausdruck kommt (Abb. 9e u. 9f). Am Stammgrund sind die Bestände der schwach saure und frische Standorte bevorzugenden Arten *Homalia trichomanoides*, *Eurhynchium praelongum* und *Isothecium alopecurum* dominant, auf den oberen Stammabschnitten *Hypnum cupressiforme* und *Metzgeria furcata* (Abb. 4 u. 6). Mit Ausnahme von *Platygyrium repens* spielen acidophytische Arten keine wichtige Rolle. Die Altersunterschiede zwischen den untersuchten Lindenbäumen sind relativ groß (30–90 cm Stammdurchmesser), da im Waldgebiet nur wenige Altbäume vorhanden sind. Möglicherweise ist der hohe Anteil relativ junger Bäume mit ein Grund für die Seltenheit basiphytischer Arten. Allerdings gehören die Linden, die eine verwitterte Borke mit höheren pH-Werten aufweisen, eher zu den jüngeren der untersuchten Exemplare (unter 60 cm Stammdurchmesser).

Untersuchungen zur Frequenz baumbewohnender Moose auf den Stämmen von *Tilia cordata* aus vergleichbaren Waldgebieten der Rheinebene liegen nicht vor. Die in der Literatur mitgeteilten pH-Werte für die Borke von *Tilia cordata* und *T. platyphylla* liegen im Bereich von etwa 3,4 bis 6,3 (STAXÄNG 1969, RASMUSSEN 1978, BATIČ & MARTINČIČ 1985, LOPPI & FRATI 2004, MEŽAKA & ZNOTIŇA 2006), BARKMAN (1958: 108) bestimmte einen Mittelwert von pH 5,6.

pH-Bereiche und Präferenzen epiphytischer Moose

Die für die Moosbestände ermittelten pH-Werte erstrecken sich bei allen Sippen, die mit einer größeren Anzahl von Messungen untersucht wurden, über weite pH-Spannen (Abb. 10). Große Toleranzbereiche waren zu erwarten, da es sich um weitverbreitete Arten handelt, die ebenso häufig wie Rinde auch andere Substrate bewohnen. Fein abgestufte Unterschiede werden sichtbar, wenn die Reichweiten der pH-Spannen und die Zentralwerte miteinander verglichen werden. Während die Moosarten, die vom subneutralen Bereich (pH >5,5) weit in den basischen Bereich vordringen, scharf geschieden sind von denen, die auf saure Rindensubstrate beschränkt bleiben (pH < 5,5), vermitteln die meisten zwischen diesen eindeutigen „Zeigerarten“. Sie sind durch

große Überschneidungsbereiche miteinander verbunden und lassen sich daher nicht ohne ein gewisses Maß an Willkür bestimmten ökologischen Gruppen zuordnen.

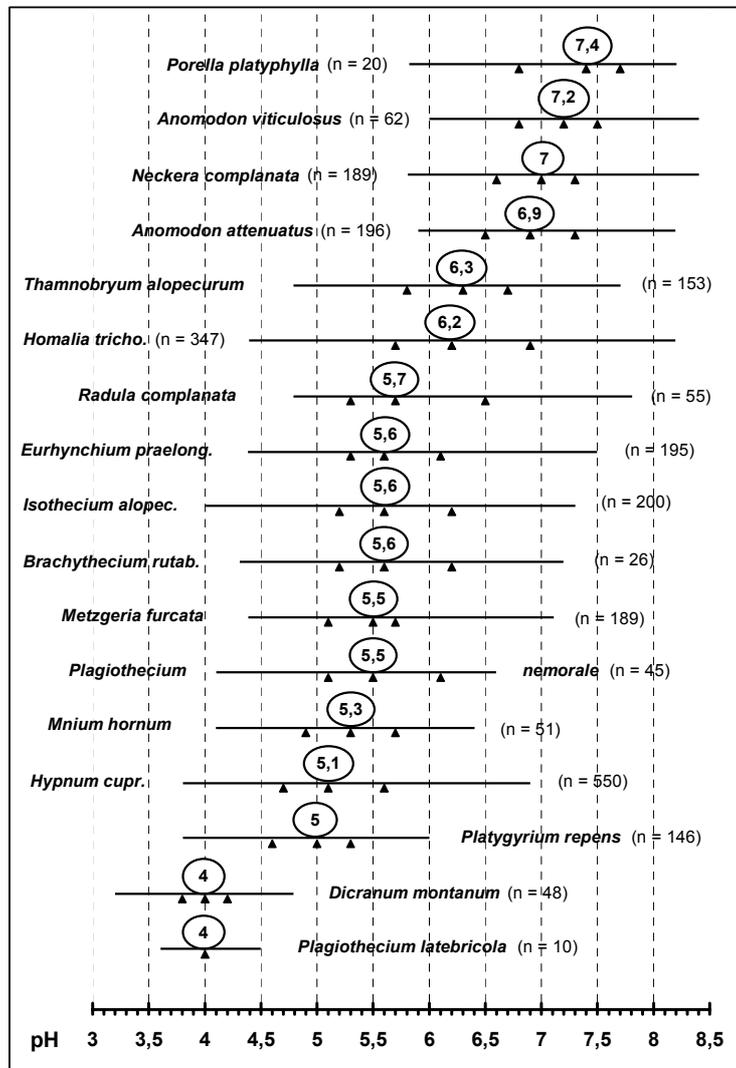


Abb. 10: pH-Spannweiten wichtiger Epiphyten. Aufgetragen und durch eine Linie verbunden sind (bei allen Arten, die mit einer größeren Anzahl von Messungen untersucht wurden) Minimalwert, unteres Quartil, Median, oberes Quartil und Maximalwert. Jeder markierte Abschnitt repräsentiert 25 % der Messwerte.

Weitere Arten: *Amblystegium serpens* (pH 5,4–7,2. n = 5), *Anomodon longifolius* (pH 7,6), *Brachythecium velutinum* (pH 5,7–7,5. n = 13), *Bryum subelegans* (pH 5,8–7,2. n = 9), *Fissidens gymnandrus* (pH 5,9–6,2. n = 2), *Homalothecium sericeum* (pH 6,0–7,7. n = 10), *Isothecium myosuroides* (pH 4,7–6,3. n = 10), *Leskea polycarpa* (pH 5,3–6,2. n = 5), *Leucodon sciuroides* (pH 7,0–8,1. n = 5), *Lophocolea heterophylla* (pH 3,2–4,2. n = 7), *Plagiomnium affine* (pH 6,1–6,6. n = 5), *Plagiomnium undulatum* (pH 5,1), *Plagiothecium laetum* var. *curvifolium* (pH 4,5–5,6. n = 4), *Plagiothecium laetum* var. *laetum* (pH 3,9–4,9. n = 8), *Zygodon rupestris* (pH 7,2), *Zygodon viridissimus* (pH 5,9–7,3. n = 9).

Die pH-Bereiche sind ein Spiegelbild der Substrat- und Vegetationsverhältnisse (Abb. 4). Basiphyten sind auf die basische Borke des Feldahorns angewiesen und können sich nur dann auf den Bäumen der anderen Holzarten etablieren, wenn deren Rinden erhöhte pH-Werte aufweisen. Acidophyten bleiben selten und bilden meist kümmerliche Bestände aus, weil Standorte mit tolerablen pH-Bereichen überwiegend auf höher gelegene hygri- sch ungünstige Stammbereiche beschränkt bleiben, wohingegen Arten, die über eine große pH-Toleranz verfügen und einen Schwerpunkt im schwach sauren Bereich haben, häufig dominant auftreten können, weil sie an den Stammbasen aller Baumarten geeignete Borkensubstrate vorfinden. *Dicranum montanum* zum Beispiel kann in den untersuchten Auenwaldbeständen auf morschen Baumstümpfen durchaus mit üppigen Polstern ausgedehnte Bestände ausbilden, wenn die Standorte nicht (mehr) überflutet werden.

Weite pH-Amplituden (und graduelle interspezifische Unterschiede) sind in verschiedenen Studien für baumbewohnende Moosarten nachgewiesen worden (APINIS & DIOGUCS 1935, APINIS & LÄCIS 1936, BISANG 1985, GAUSLAA 1985, WIKLUND & RYDIN 2004, INGERPUU & VELLAK 2007). Bereits APINIS & LÄCIS (1936) geben eine umfangreiche Übersicht über die Versuche, Pflanzenarten mit Hilfe der pH-Bereiche ihrer Standorte in ökologischen Gruppen zu vereinen. Inzwischen sind zahlreiche weitere Gliederungen anhand von pH-Intervallen mit unterschiedlicher Abgrenzung und eigener Nomenklatur hinzugekommen. Sehr interessant sind darunter diejenigen, die auf einer eher sparsamen Untergliederung beharren und bei der Abgrenzung von Arten und Artengruppen weite pH-Spannen und deutliche Überschneidungsbereiche berücksichtigen (LANDOLT 1977, LAUBER & WAGNER 1996, DIERBEN 2001, PHILIPPI 2005b). Der Vorschlag, die große ökologische Reaktionsbreite vieler Bryophyten auch bei der Vergabe von Zeigerwerten zu berücksichtigen (WERNER 1998), wurde leider bisher nicht umgesetzt (DÜLL 2001).

Abschließende Diskussion

VOLGER (1991: 6) hat eindringlich darauf hingewiesen, dass der pH-Wert für ökologische Untersuchungen auch in der Bryologie eine „unverzichtbare Größeneinheit“ ist. Nicht selten wird jedoch bei der „Bestimmung“ der pH-Ansprüche von Bryophyten sehr nachlässig vorgegangen. So behaupten WEDDELING et al. (2001: 161), dass *Dicranum viride* „Borke mit etwas höheren pH-Werten“ bevorzugt und nennen einen Bereich zwischen pH 4,5 und 5,4. Diese Spannweite, die neuerdings auch von SCHULZ & DENGLER (2006) zitiert wird, geht auf Angaben von HEGEWALD (1972) zurück, der (durchschnittliche) pH-Werte für die von *Dicranum viride* besiedelten Baumarten nennt und sich dabei auf die Angaben von BARKMAN (1958) stützt. Bäume zeigen durch ihre Artzugehörigkeit nicht verlässlich an, welchen Säuregrad ihre Borke aufweist. Allgemeine Angaben zu den pH-Ansprüchen von Epiphyten sollten sich daher nicht allein darauf stützen, dass diese auf unterschiedlichen Trägerbäumen zu wachsen vermögen (GAUSLAA 1985).

Jede der untersuchten Baumarten zeigt eine artspezifische pH-Reaktion der Rinde, die im Alterungsprozess mehr oder weniger stark durch Umwelteinflüsse modifiziert werden kann. Bei den Gehölzarten *Quercus robur*, *Fraxinus excelsior* und *Tilia cordata* mit im Alter rissiger Borke ist eine ausgeprägte intraspezifische Variabilität nachweisbar. Für *Quercus robur* und *Q. petraea* schätzt PHILIPPI (2005a) die Anteile von Bäumen mit basiphytischen Arten in verschiedenen Waldbeständen im Hagenauer Forst und Bienwald (mittleres Oberrheingebiet) auf etwa 15 % bis 30 % ein. Ähnlich stark sind in den Altbeständen der Kinzig-Aue unter den Bäumen von *Quercus robur* und *Tilia cordata* solche mit schwach saurer bis basischer Borke (aber nicht immer mit entsprechendem Epiphytenbesatz) vertreten, im Falle von *Fraxinus excelsior* können diese lokal deutlich überwiegen. Das gemeinsame Vorkommen von Bäumen derselben Art mit stark unterschiedlichen pH-Reaktionen und die einheitlich saure Reaktion der Außenrinde auf den

unbesiedelten Stammrückseiten aller Bäume machen es unwahrscheinlich, dass die Variabilität durch Unterschiede im Basen- und Kalkgehalt der Auenböden hervorgerufen wird.

Hinweise auf Veränderungen der chemischen Zusammensetzung der Rinde und (mögliche Ursachen dafür) sind wiederholt vorgebracht worden. REUTER (1998: 70) konnte im Hohen Taunus für Bäume von *Quercus petraea* und *Fagus sylvatica* auf den nach Südwest ausgerichteten, vom Regen begünstigten Stammseiten höhere pH-Werte ermitteln als auf den entgegengesetzten Stammseiten und vermutet, dass über die Niederschläge Ammoniak eingetragen oder Säuren ausgewaschen werden. Säure- und Schwefelgehalt der Borke nehmen mit der Entnahmetiefe stark ab (LÖTSCHERT & KÖHM 1973, KÖHM 1976). BISANG (1985: 264) konnte für die Rinden verschiedener Baumarten nachweisen, dass die pH-Werte im Frühjahr um eine halbe bis eine ganze pH-Einheit tiefer ausfallen als im Herbst. Ebenso schwankt die chemische Zusammensetzung der Rinde in Abhängigkeit von der Jahreszeit (BURMESTER & KIESLICH 1985), die Tanningehalte sind im Frühling größer als im Winter (BURMESTER & KIESLICH 1986). Der Gehalt an extrahierbaren Gerbstoffen schwankt bei den Bäumen von *Quercus robur* je nach Jahreszeit und Standort zwischen 5 bis 17 % des Trockengewichtes, die glatte Rinde junger Bäume ist besonders reich an Gerbstoffen (SCHÜTT et al. 2006), ebenso verfügt die junge Borke der Esche über einen hohen Gerbstoffgehalt und wurde daher früher auch zum Gerben als Ersatz für Eichenrinde verwendet (GRIESCHE 2001).

Dennoch mussten BATES & BROWN (1981) für *Quercus petraea* und *Fraxinus excelsior* feststellen, dass der Tanningehalt keinen Einfluss auf den Säuregrad der Borke hat. GAUSLAA (1985) konnte zwar eine Abnahme der löslichen Tannine mit dem Alter der Bäume von *Quercus robur* und *Q. petraea* nachweisen, vermutet aber, dass dies nur einen geringen Einfluss auf die Zusammensetzung der Epiphytenvegetation hat. Da nur schwache Korrelationen zwischen pH und Gerbsäuregehalt erkennbar waren, nimmt er an, dass der Säuregrad der Borke nicht von den Tanninen, sondern von anderen Faktoren bestimmt wird. Enge Korrelationen zwischen pH und Baumumfang lassen darauf schließen, dass die Borkenacidität mit dem Baumalter bei der Esche abnimmt, ohne dass damit eine Zunahme basischer Kationen einhergeht (BATES 1992).

Mehr oder weniger deutliche Hinweise auf physikalische Veränderungen der Rinde durch natürliche Alterungsprozesse und durch die Epiphytenvegetation selbst finden sich ebenfalls in der Literatur. Eine dichte Epiphytendecke kann die Feuchtigkeit über längere Zeiträume speichern und die Verwitterung der Rinde beschleunigen, deren Porosität und Wasserspeichervermögen erhöhen und somit langfristig die Struktur und Zusammensetzung der Vegetation beeinflussen (BILLINGS & DREW 1938, PHILLIPS 1951, BARKMAN 1958: 19, SKYE 1968). Die Zersetzung der äußeren Rindenschicht könnte verantwortlich sein für die Abnahme des Tanningehaltes mit dem Alter (GAUSLAA 1985).

Artabhängige Unterschiede in der Härte und Widerstandsfähigkeit der Rinde gegenüber Witterungseinflüssen begründen wahrscheinlich, warum die Bäume von *Carpinus betulus* hinsichtlich Acidität und Borkenzustand nur wenig voneinander abweichen und die intraspezifische Variabilität bei *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* und *Tilia cordata* unterschiedlich stark ausgeprägt ist. Weniger augenscheinlich ist, warum benachbarte Bäume ein und derselben Art verschieden stark verwitterte Rinden aufweisen. Viele der Altbäume besitzen nur noch eine schütterere, für Niederschläge stärker durchlässige Krone, möglich, dass dies eine stärkere direkte Beregnung der unteren Stammbereiche zur Folge hat. Unterschiedliche Kronenausbildungen, Gabelwuchs und feine Unterschiede in der Form und Neigung der Stämme beeinflussen die Intensität des Stammablaufs und damit möglicherweise auch die Geschwindigkeit und das Ausmaß der Rindenverwitterung.

Die untersuchten Waldbestände der Kinzig-Aue zeichnen sich durch einen ungestörten Wasserhaushalt und eine hohe Luftfeuchtigkeit aus. Ehemals in der Rhein-Main-Ebene verbreitete Arten wie *Neckera complanata* und *Anomodon viticulosus* konnten dort mit relativ umfangreichen Beständen überdauern, obwohl in unmittelbarer Nachbarschaft Autobahnen das Waldgebiet zerschneiden, das Stadtgebiet von Hanau und ein ausgedehntes Industriegebiet (Hanau-Wolfgang, Abb. 1) nicht weit entfernt sind. In anderen reliktschen Auenwaldgebieten der Untermainebene sind diese Epiphyten sehr selten und fehlen selbst auf der Borke des Feldahorns (MANZKE 1993: 24). pH-Messungen im Schwanheimer Wald und im Niedwald am südwestlichen Stadtrand von Frankfurt am Main ergaben für *Acer campestre* Medianwerte, die bis zu 1,5-Einheiten unter denen der Kinzig-Aue liegen (M. WENTZEL, in litt.). Die Waldgebiete unterscheiden sich nicht im Grad der Belastung durch Luftschadstoffe, wohl aber durch deutliche Unterschiede im Feuchteklima. Die Grundwasserstände sind im Schwanheimer Wald und im Niedwald durch Entnahmen und Flussregulierungen abgesenkt, die Waldbestände werden nicht mehr überflutet und das Bestandsklima weist im Jahresverlauf eine geringere Luftfeuchtigkeit auf (M. WENTZEL, in litt.). Bei der Suche nach den Rückgangsursachen von Epiphyten muss sich das Augenmerk zukünftig stärker auf die Zusammenhänge zwischen Feuchteklima, Rindenchemie und Luftverschmutzung richten.

Dank

Ich danke Frau Dagmar Börner für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und Herrn John Poole für die Hilfe bei der englischen Zusammenfassung. Ich danke Herrn Martin Wentzel für die gemeinsamen Exkursionen, Diskussionen und für die Möglichkeit zur Einsicht in seine Untersuchungsergebnisse.

Literatur

- APINIS, A. & DIOGUCS, A. M. (1935): Data on the ecology of bryophytes I. Acidity of the substrata of Hepaticae. – Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis **8**: 1–12.
- APINIS, A. & LĀCIS, L. (1936): Data on the ecology of bryophytes II. Acidity of the substrata of Musci. – Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis **9/10**: 1–100.
- BARGON, E. (1984): Erläuterungen zur Bodenkarte von Hessen 1:25.000, Blatt Nr. 5819 Hanau. – Wiesbaden: Hessisches Landesamt für Bodenforschung.
- BARKMAN, J. J. (1958): Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – Assen: Van Gorcum & Comp.
- BATES, J. W. & BROWN, D. H. (1981): Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior* trees in a maritime area of South West England. – Vegetatio **48**: 61–70.
- BATES, J. W. (1992): Influence of chemical and physical factors on *Quercus* and *Fraxinus* epiphytes at Loch Sunart, Western Scotland: a multivariate analysis. – Journal of Ecology **80**: 163–179.
- BATES, J. W. (2000): Mineral nutrition, substratum ecology, and pollution. – In: SHAW, A. J. & GOFFINET, B. (eds.) Bryophyte biology. – Cambridge: Cambridge University Press.
- BATIČ, F. & MARTINČIČ, A. (1985): Drevesna skorja kot kazalec onesnaženosti zraka. – Biološki Vestnik (Ljubljana) **33**: 1–12.
- BILLINGS, W. D. & DREW, W. B. (1938): Bark factors affecting the distribution of corticolous bryophyte communities. – American Midland Naturalist **20**: 302–333.
- BISANG, I. (1985): Zur Verbreitung und Ökologie der *Frullania*-Arten in der Schweiz. – Botanica Helvetica **95**: 247–278.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. – Berlin: Springer.
- BROWN, D. H. 1982. Mineral nutrition. – In: Smith, A. J. E. (ed.) Bryophyte ecology. New York: Chapman & Hall.
- BURMESTER, A. & KIESLICH, W. (1985): Veränderungen des Extraktgehalts von Eichenrinde im Jahresverlauf. – Holz als Roh- und Werkstoff **43**: 350.
- BURMESTER, A. & KIESLICH, W. (1986): Beitrag zur Kenntnis der chemischen Eigenschaften europäischer Baumrinden. – Holz als Roh- und Werkstoff **44**: 419–422.

- CAMPBELL, J. & FREDEEN, A. L. (2007): Contrasting the abundance, nitrogen, and carbon of epiphytic macrolichen species between host trees and soil types in a sub-boreal forest. – *Canadian Journal of Botany* **85**: 31–42.
- DEUTSCHER WETTERDIENST (1950): Klima-Atlas von Hessen. – Bad Kissingen.
- DIERBEN, K. (2001): Distribution, ecological amplitude and phytosociological characterization of European bryophytes. – *Bryophytorum Bibliotheca* **56**: 1–289.
- DÜLL, R. (2001): Zeigerwerte von Laub- und Lebermoosen. – In: ELLENBERG, H., WEBER, H. E., DÜLL, R., WIRTH, V. & WERNER, W. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 3. Aufl. – *Scripta Geobotanica* **18**: 175–220.
- DU RIETZ, G. E. (1945): Om fattigbark- och rikbarksamhällen. – *Svensk Botanisk Tidskrift* **39**: 147–150.
- FARMER, A. M., BATES, J. W. & BELL, J. N. B. 1990. A comparison of methods for the measurement of bark pH. – *Lichenologist* **22**: 191–194.
- FRAHM, J.-P. (1992): Untersuchungen zur epiphytischen Moosvegetation der Vogesen. – *Herzogia* **9**: 213–228.
- FRAHM, J.-P. (1995): pH-Messungen von Eichenborken in Kalk- und Silikatgebirgen. – *Bryologische Rundbriefe* **20**: 6–7.
- FRAHM, J.-P. (1998): Moose als Bioindikatoren. – Wiesbaden: Quelle & Meyer.
- GAUSLAA, Y. (1985): The ecology of *Lobaria pulmonaria* and *Parmelia caperata* in *Quercus* dominated forests in south-west Norway. – *Lichenologist* **17**: 117–140.
- GAUSLAA, Y. (1995): The Lobaria, an epiphytic community of ancient forests threatened by acid rain. – *Lichenologist* **27**: 59–76.
- GAUSLAA, Y. & HOLIEN, H. (1998): Acidity of boreal *Picea abies* canopy lichens and their substratum, modified by local soils and airborne acid deposition. – *Flora* **193**: 249–257.
- GILBERT, O. L. (1970): Further studies on the effect of sulphur dioxide on lichens and bryophytes. – *New Phytologist* **69**: 605–627.
- GONZÁLEZ-MANCEBO, J. M. & LOSADA-LIMA, A. (2003): Host specificity of epiphytic bryophyte communities of a laurel forest on Tenerife (Canary Islands, Spain). – *Bryologist* **106**: 383–394.
- GOWARD, T. & ARSENAULT, A. (2000): Cyanolichen distribution in young unmanaged forests: a dripzone effect? – *Bryologist* **103**: 28–37.
- GRIESCHE, C. (2001): Die Esche. – *Schutzgemeinschaft Deutscher Wald, Baum-Informationsblatt* **18**: 1–4.
- GUSTAFSSON, L. & ERIKSSON, I. (1995): Factors of importance for the epiphytic vegetation of aspen *Populus tremula* with special emphasis on bark chemistry and soil chemistry. – *Journal of applied ecology* **32**: 412–424.
- HALE, M. E. (1955): Phytosociology of corticolous cryptogams in the upland forests of southern Wisconsin. – *Ecology* **36**: 45–63.
- HEGEWALD, E. (1972): Über das Vorkommen der Laubmoose *Dicranum tauricum* und *Dicranum viride* in Nordrhein-Westfalen. – *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen* **6**: 35–44.
- HOBÖHM, C. (1998): Epiphytische Kryptogamen und pH-Wert – ein Beitrag zur ökologischen Charakterisierung von Borkenoberflächen. – *Herzogia* **13**: 107–111.
- INGERPUU, N. & VELLAK, K. (2007): Growth of *Neckera pennata*, an epiphytic moss of old-growth forests. – *Bryologist* **110**: 309–318.
- KEMPF, W. B. (2003): Der Ortsname Alzenau: Entstehung und Wandlungen bis zur Gegenwart. – *Unser Kahlgrund. Heimatjahrbuch (Alzenau i. Ufr.)* **2003**: 18–19.
- KERMIT, T. & GAUSLAA, Y. (2001): The vertical gradient of bark pH of twigs and macrolichens in a *Picea abies* canopy not affected by acid rain. – *Lichenologist* **33**: 353–359.
- KÖHM, H.-J. (1976): Indikatoreigenschaften der Baumborke im Immissionsgebiet von Frankfurt a. M. – *Dissertationes Botanicae* **32**: 1–91.
- KOPERSKI, M., SAUER, M., BRAUN, W. & GRADSTEIN, S. R. (2000): Referenzliste der Moose Deutschlands. – *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **34**: 1–519.
- KUUSINEN, M. (1996): Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. – *Lichenologist* **28**: 443–463.
- LANDOLT, E. (1977): Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. – *Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel* **64**: 1–208.
- LAUBER, K. & WAGNER, G. (1996): *Flora Helvetica*. – Stuttgart: Paul Haupt.
- LÖTSCHERT, W. & KÖHM, H.-J. (1973): pH-Wert und S-Gehalt der Baumborke in Immissionsgebieten. – *Öcologica Plantarum* **8**: 199–209.

- LOPPI, S. & FRATI, L. (2004): Influence of tree substrate on the diversity of epiphytic lichens: Comparison between *Tilia platyphyllos* and *Quercus ilex* (Central Italy). – *Bryologist* **107**: 340–344.
- MANZKE, W. (1993): Die Moosflora des Frankfurter Waldes. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* **162**: 1–105.
- MCGEE, G. G. & KIMMERER, R. W. (2002): Forest age and management effects on epiphytic bryophyte communities in Adirondack northern hardwood forests, New York, U.S.A. – *Canadian Journal of Forest Research* **32**: 1562–1576.
- MEŽAKA, A. & ZNOTIŅA, V. (2006): Epiphytic bryophytes in old growth forests of slopes, screes and ravines in north-west Latvia. – *Acta Universitatis Latviensis* **710**: 103–116.
- MÜLLER, TH. (1990): Die Eichen-Hainbuchen-Wälder (Verband *Carpinus betuli* Issl. 31 em. Oberd. 53) Süddeutschlands. – *Berichte der Reinhold Tüxen-Gesellschaft* **2**: 121–184.
- PALMER, M. (1986): Pattern in corticolous bryophyte communities of the North Carolina Piedmont: Do mosses see the forest or the tree? – *Bryologist* **89**: 59–65.
- PHILIPPI, G. (1972): Die Moosvegetation der Wälder in der Rheinaue zwischen Basel und Mannheim. – *Beiträge Naturkundliche Forschung Südwest-Deutschland* **31**: 5–64.
- PHILIPPI, G. (1974): Die Moosvegetation des Schutzgebietes Taubergießen bei Kappel-Oberhausen. – *Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württemberg* **7**: 193–208.
- PHILIPPI, G. (2005a): Zur Frequenz epiphytischer Moose im Bienwald und Hagenauer Forst (mittleres Oberrheingebiet). – *Carolina* **63**: 71–86.
- PHILIPPI, G. (2005b): Moosflora und Moosvegetation der Bannwälder bei Weisweil. – *Waldschutzgebiete Baden-Württemberg* **8**: 69–95.
- PHILLIPS, E. A. (1951): The associations of bark-inhabiting bryophytes in Michigan. – *Ecological Monographs* **21**: 301–316.
- RASMUSSEN, L. (1975): The bryophytic epiphyte vegetation in the forest, Slotved Skov, Northern Jutland. – *Lindbergia* **3**: 15–38.
- RASMUSSEN, L. (1978): Element content of epiphytic *Hypnum cupressiforme* related to element content of the bark of different species of porophytes. – *Lindbergia* **4**: 209–218.
- RASMUSSEN, L. & JOHNSEN, I. (1976): Uptake of minerals, particularly metals, by epiphytic *Hypnum cupressiforme*. – *Oikos* **27**: 483–487.
- REUTER, T. (1998): Untersuchungen zur Verbreitung epiphytischer Flechten und Moose in verschiedenen Waldtypen unter besonderer Berücksichtigung des Mikroklimas. – Diplomarbeit, FB Biologie, Johann Wolfgang Goethe-Univ. Frankfurt a. M.
- SABEL, K.-J. 1998. Böden. – In RENFTEL, L.-O. Geologische Karte von Hessen 1:25.000, Blatt Nr. 5819 Hanau, mit Erläuterungen. 2. Auflage. Wiesbaden: Hessisches Landesamt für Bodenforschung.
- SCHMITT, C. K. & SLACK, N. G. (1990): Host specificity of epiphytic lichens and bryophytes: A comparison of the Adirondack Mountains (New York) and the Southern Blue Ridge Mountains (North Carolina). – *Bryologist* **93**: 257–274.
- SCHUMACKER, R. & FRAHM, J.-P. (1986): *Sematophyllum micans* (Wils.) Braithw. (Musci) nouveau pour la bryoflore française, dans trois localités vosgiennes. – *Cryptogamie, Bryologie-Lichénologie* **7**: 95–102.
- SCHULZ, F. & DENGLER, J. (Hrsg.) (2006): Verbreitungsatlas der Moose in Schleswig-Holstein und Hamburg. – Flintbek: Landesamt für Natur- und Umweltschutz des Landes Schleswig-Holstein.
- SCHÜTT, P., WEISGERBER, H., SCHUCK, H. J., LANG, U. M., STIMM, B. & ROLOFF, A. (2006): Enzyklopädie der Laubbäume. – Hamburg: Nikol Verlagsgesellschaft mbH & Co KG.
- SJÖGREN, E. (1961): Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden). – *Acta Phytogeographica Suecica* **44**: 1–149.
- SKYE, E. (1968): Lichens and air pollution. A study of cryptogamic epiphytes and environment in the Stockholm region. – *Acta Phytogeographica Suecica* **52**: 1–124.
- SMITH, A. J. E. (1982): Epiphytes and epiliths. – In: SMITH, A. J. E. (ed.) *Bryophyte ecology*. New York: Chapman & Hall.
- STAXÄNG, B. (1969): Acidification of bark of some deciduous trees. – *Oikos* **20**: 224–230.
- VOLGER, E. (1991): Der pH-Wert in der Bryologie und Bryosoziologie. – *Bryologische Rundbriefe* **7**: 6, 8.
- WEDDELING, K., LUDWIG, G. & HACHTEL, M. (2001): Moose. – In: FARTMANN, T., GUNNEMANN, H., SALM, P. & SCHRÖDER, E. Berichtspflichten in Natura-2000-Gebieten. Empfehlungen zur Erfassung der Arten des Anhangs II und Charakterisierung der Lebensraumtypen des Anhangs I der FFH-Richtlinie. – *Angewandte Landschaftsökologie* **42**: 148–184.
- WERNER, J. (1998): Einige Bemerkungen zu den Zeigerwerten für Moose. – *Herzogia* **13**: 101–106.

WIKLUND, K. & RYDIN, H. (2004): Colony expansion of *Neckera pennata*: Modelled growth rate and effect of microhabitat, competition, and precipitation. – *Bryologist* **107**: 293–301.

WIRTH, V. (1972): Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. – *Dissertationes Botanicae* **17**: 1–325.

WIRTH, V. (1995): Die Flechten Baden-Württembergs. – Stuttgart: Ulmer.

Anhang

Tab. 1: Untersuchte Waldbestände (Stellario-Carpinetum stachyetosum [MÜLLER 1990]). Die Aufnahmen wurden in der Vegetationsperiode 2004 und 2005 angefertigt.

Aufnahme-Nr.		1	2	3	4	5	6	7	8
Höhe Baumschicht (m)	OB	30-35	30-35	25-30	25	25-30	30-35	30	30
	UB	15-25	15-25	15-20	15-20	10-20	15-25	15-18	15-25
Höhe Strauchschicht (m)		1-4	6-7	1-3	1-1,5	1-3	1-7	3-4	1-4
Vegetationsbedeckung (%)	OB	60	50	60	40	50	40	30	30
	UB	60	70	60	80	70	70	60	80
	Str.	5	10	1	20	10	10	15	10
	Kr.	55	65	60	80	80	80	95	90
	M.	<1	<1	2	<1	<1	<1	5	<1
Holzarten									
<i>Quercus robur</i>	B.	3	2	3	3	2	2	2	3
	Str./Kr.	-/+	.	-/+	-/+	-/1	-/+	-/+	.
<i>Carpinus betulus</i>	B.	3	3	4	4	3	3	3	2
	Str./Kr.	-/+	+/1	-/+	+/+	+/+	+/+	.	.
<i>Tilia cordata</i>	B.	1	3	2	1	3	3	2	2
	Str./Kr.	1/1	1/+	+/1	2/+	2/1	1/+	1/-	1/+
<i>Fraxinus excelsior</i>	B.	2	2	.	.	2	2	.	2
	Str./Kr.	-/1	1/-	-/1	-/1	+/1	-/+	2/1	+/+
<i>Fagus sylvatica</i>	B.	1	2	2
	Str./Kr.	.	.	+/-	+/+	.	-/+	.	.
<i>Acer pseudoplatanus</i>	Str./Kr.	.	.	-/+	-/+
	<i>Ulmus laevis</i>	B.	2
<i>Acer campestre</i>	Str./Kr.	-/+
	B.	.	.	+	.	.	.	2	2
<i>Crataegus laevigata</i> agg.	Str./Kr.	.	+/-	-/r	-/+	.	-/+	1/+	-/+
	Str./Kr.	1/+	+/+	+/+	+/+	+/-	1/+	1/+	2/+
<i>Evonymus europaeus</i>	Str./Kr.	-/+	-/+	-/+	-/+	.	-/+	.	.
<i>Hedera helix</i>	r	.	.	.	+	.	.	+	+
<i>Rubus fruticosus</i> agg.	.	.	(r)	+	+
<i>Rubus caesius</i>	+	.	.	+
Krautige									
Carpinion-Kennarten									
<i>Stellaria holostea</i>	.	.	.	+	1	(+)	2	1	
<i>Ranunculus auricomus</i>	+	+	+	+	+	+	r	.	
<i>Dactylis polygama</i>	+	+	+	1	+	+	1	+	
Trennarten d. Subassoziation									
<i>Ficaria verna</i>	3	2	3	2	1	2	1	+	
<i>Circaea lutetiana</i>	1	+	+	+	+	+	2	2	
<i>Veronica montana</i>	+	+	+	(r)	1	.	+	1	
<i>Carex remota</i>	+	+	1	+	.	.	+	1	

<i>Stachys sylvatica</i>	.	.	.	(r)	.	+	.	(r)
Fagetalia- u. Querco-Fagetea-Kennarten								
<i>Anemone nemorosa</i>	+	+	+	1	2	2	2	1
<i>Viola reichenbachiana</i>	+	+	1	2	+	+	+	(r)
<i>Allium ursinum</i>	.	+	r	+	+	2	1	+
<i>Primula elatior</i>	+	+	+	+	1	.	+	+
<i>Carex sylvatica</i>	1	1	1	+	1	.	1	2
<i>Milium effusum</i>	(r)	r	.	+	1	+	2	2
<i>Arum maculatum</i>	+	+	+	+	+	+	.	.
<i>Pulmonaria obscura</i>	.	+	.	+	1	1	1	+
<i>Brachypodium sylvaticum</i>	r	+	.	1	+	.	1	(+)
<i>Rumex sanguineus</i>	r	r	+	+	.	.	+	(r)
<i>Paris quadrifolia</i>	+	+	+	.	+	+	.	(+)
<i>Lamium galeobdolon s. l.</i>	.	.	.	2	2	1	1	.
<i>Corydalis cava</i>	.	.	.	+	+	.	.	.
<i>Phyteuma nigrum</i>	.	.	.	+	+	.	.	.
Begleiter								
<i>Geum urbanum</i>	1	+	1	2	2	1	2	2
<i>Impatiens parviflora</i>	+	3	2	+	+	+	+	+
<i>Glechoma hederacea</i>	+	+	+	.	1	+	2	3
<i>Galium aparine</i>	+	+	+	+	r	+	+	.
<i>Alliaria petiolata</i>	+	+	.	r	.	+	2	+
<i>Dentaria bulbifera</i>	+	+	.	+	+	r	.	.
<i>Deschampsia caespitosa</i>	.	.	.	+	+	r	+	1
<i>Urtica dioica</i>	.	.	+	+	.	.	+	1
<i>Veronica chamaedrys</i>	+	+	+	+
<i>Vicia sepium</i>	(r)	.	.	.	(r)	r	+	.
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+	.	1	3
<i>Cardamine impatiens</i>	r	r	+
<i>Carex brizoides</i>	.	.	(+)	.	+	+	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	r	r
<i>Oxalis acetosella</i>	.	.	.	r	.	+	.	.
<i>Hypericum hirsutum</i>	r	(+)
<i>Geranium robertianum</i>	.	.	(r)	.	.	.	r	.
Moose								
<i>Thamnobryum alopecurum</i>	+	+	1	+	+	+	+	+
<i>Eurhynchium praelongum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fissidens taxifolius</i>	+	+	.	+	+	+	+	+
<i>Brachythecium rutabulum</i>	+	+	.	+	+	.	+	+
<i>Eurhynchium hians</i>	.	+	.	+	+	+	+	.
<i>Atrichum undulatum</i>	+	.	.	.	+	+	.	.
<i>Plagiomnium undulatum</i>	+	+	.	+
<i>Eurhynchium striatum</i>	.	.	.	+	+	.	+	.

Weitere Arten (je 1x):

Nr. 1: *Filipendula ulmaria* r, Nr. 3: *Corylus avellana* (Kr.) r, Nr. 4: *Anemone ranunculoides* r; *Veronica hederifolia* ssp. *lucorum* +; *Polytrichum formosum* +; *Cirriphyllum piliferum* +, Nr. 5: *Cardamine pratensis* agg. +; *Poa nemoralis* +, Nr. 6: *Melica uniflora* r; *Corydalis solida* 1; *Heracleum sphondylium* s. l. r; *Ribes rubrum* agg. 1; *Sambucus nigra* (Kr.) +, Nr. 7: *Silene dioica* r; *Ajuga reptans* +.

Tab. 3: Anzahl der Messungen (n), Mittelwerte (\bar{x}) und Standardabweichungen (s) der Stichproben für die unterschiedenen Höhenbereiche und Stammseiten, und p-Werte der t-Tests ($\alpha = 0,05$). Im t-Test verglichen wurden die Mittelwerte der Stammbasen (< 0,5 m) mit denen der oberen Stammbereiche (> 1–2 m, A:C) und die Werte der oberen Stammabschnitte (> 1–2 m) der Vorderseite mit den Werten der Rückseite (> 1–2 m, C:E).

Stammseite	moosbedeckte Stammseite						A:C
	A < 0,5		B > 0,5 - 1		C > 1 - 2		
Stammhöhe m							
statist. Kennwerte	n	\bar{x} (s)	n	\bar{x} (s)	n	\bar{x} (s)	p
Baumarten (n):							$\alpha = 0,05$
<i>Acer campestre</i> (25)	143	7,0 (0,51)	103	7,1 (0,49)	211	7,1 (0,52)	0,078
<i>Carpinus betulus</i> (25)	182	5,5 (0,50)	102	5,0 (0,41)	174	5,1 (0,42)	< 0,001
<i>Fraxinus excelsior</i> (18)	140	6,5 (0,46)	80	6,5 (0,53)	141	6,1 (0,44)	< 0,001
<i>Fraxinus excelsior</i> (7)	57	5,8 (0,57)	26	5,5 (0,47)	51	5,3 (0,25)	< 0,001
<i>Quercus robur</i> (8)	76	5,8 (0,63)	37	6,0 (0,70)	55	5,7 (0,92)	0,501
<i>Quercus robur</i> (17)	136	5,2 (0,62)	59	4,5 (0,31)	93	4,2 (0,35)	< 0,001
<i>Tilia cordata</i> (10)	45	5,8 (0,40)	36	6,1 (0,50)	69	5,9 (0,59)	0,846
<i>Tilia cordata</i> (15)	102	5,5 (0,49)	65	5,2 (0,44)	95	5,0 (0,34)	< 0,001
Anzahl Messungen	881		508		889		

Stammseite	moosfreie Stammrückseite				C:E
	D 0,5 - 1		E > 1 - 2		
Stammhöhe m					
statist. Kennwerte	n	\bar{x} (s)	n	\bar{x} (s)	p
Baumarten (n):					$\alpha = 0,05$
<i>Acer campestre</i> (25)	112	7,1 (0,61)	120	7,1 (0,60)	0,935
<i>Carpinus betulus</i> (25)	91	4,9 (0,54)	90	4,8 (0,48)	< 0,001
<i>Fraxinus excelsior</i> (18)	60	4,5 (0,59)	68	4,2 (0,63)	< 0,001
<i>Fraxinus excelsior</i> (7)	29	4,3 (0,45)	28	4,0 (0,30)	< 0,001
<i>Quercus robur</i> (8)	24	3,8 (0,39)	41	3,6 (0,31)	< 0,001
<i>Quercus robur</i> (17)	64	3,9 (0,45)	75	3,5 (0,36)	< 0,001
<i>Tilia cordata</i> (10)	36	4,5 (0,56)	44	4,2 (0,46)	< 0,001
<i>Tilia cordata</i> (15)	58	4,3 (0,51)	62	4,1 (0,50)	< 0,001
Anzahl Messungen	474		528		

Tab. 4: Ergebnisse der t-Tests (p-Werte) für *Fraxinus excelsior*, *Quercus robur* und *Tilia cordata*. Geprüft wurden, für jede Baumart getrennt, die Mittelwerte zwischen den unterschiedenen Baumgruppen.

Baumarten	<i>Fraxinus</i> : <i>Fraxinus</i>			<i>Quercus</i> : <i>Quercus</i>			<i>Tilia</i> : <i>Tilia</i>		
Anzahl Bäume	18	7	$\alpha = 0,05$	8	17	$\alpha = 0,05$	10	15	$\alpha = 0,05$
statist. Kennwerte	\bar{x}	\bar{x}	p	\bar{x}	\bar{x}	p	\bar{x}	\bar{x}	p
Stammhöhe m:	moosbedeckte Stammseite								
< 0,5	6,5	5,8	< 0,001	5,8	5,2	< 0,001	5,8	5,5	< 0,001
> 0,5 - 1	6,5	5,5	< 0,001	6,0	4,5	< 0,001	6,1	5,2	< 0,001
> 1 - 2	6,1	5,3	< 0,001	5,7	4,2	< 0,001	5,9	5,0	< 0,001
	moosfreie Stammrückseite								
> 0,5 - 1	4,5	4,3	0,037	3,8	3,9	0,895	4,5	4,3	0,016
> 1 - 2	4,2	4,0	0,025	3,6	3,5	0,125	4,2	4,1	0,317

Anschrift des Verfassers: Werner Manzke, Herbartstraße 6, 60316 Frankfurt am Main

