

Zeitschrift:	Botanica Helvetica
Herausgeber:	Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band:	95 (1985)
Heft:	2
Artikel:	Zur Verbreitung und Ökologie der Frullania-Arten der Schweiz
Autor:	Bisang, Irene
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-66515

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.02.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Zur Verbreitung und Ökologie der *Frullania*-Arten der Schweiz

Irene Bisang

Systematisch-Geobotanisches Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, CH-3013 Bern

Manuskript angenommen am 14. August 1985

Abstract

Bisang, I. 1985. Distribution and ecology of the *Frullania* species of Switzerland. Bot. Helv. 95: 247–278.

In Switzerland the genus *Frullania* is represented by the species *F. dilatata* (L.) Dum., *F. tamarisci* (L.) Dum., *F. fragilifolia* (Tayl.) Gott. et al., *F. jackii* Gott., *F. riparia* Lehm. and *F. inflata* Gott. The distribution maps of all these species, distinguishing between records before and after 1950, are based on herbarium material and field studies.

F. dilatata is still widespread throughout the whole of Switzerland, whereas *F. tamarisci* is less frequent nowadays, predominantly due to loss of suitable habitats. *F. fragilifolia* shows a scattered distribution throughout the studied area, *F. jackii* is essentially restricted to the Alps. Only a few records of *F. riparia* are known from southern part of the Kanton Tessin, and *F. inflata* has recently been found for the first time in Switzerland. Of the last four species no indications as to distributional changes can be given.

F. dilatata and *F. tamarisci* occur from the lowlands up to the mountains. *F. jackii* is absent below 500 m and reaches the alpine zone too. *F. fragilifolia* shows a more restricted distribution (mainly between 500 and 1500 m). *F. riparia* and *F. inflata* are found at lower elevations.

At several epiphytic sites of *F. dilatata*, *F. tamarisci* and *F. fragilifolia* the pH of the substrate and the relative light requirement (rlq) were measured. Preliminary experiments showed the values to depend greatly on the time and method of measuring.

A standardized method showed *F. dilatata* favoring a higher pH (5.9) than the other two species (5.3 and 5.4). The average rlq is highest for *F. dilatata*. In summer the rlq of *F. tamarisci* and *F. fragilifolia* are similar, whereas in winter that of *F. fragilifolia* is distinctly lower. Mostly the rlq for all species lies below 10%, the values being higher in winter.

F. dilatata, *F. tamarisci* and *F. fragilifolia* generally are epiphytes. The first two species prefer beeches, the latter maples. *F. jackii* is mostly found on siliceous rocks whereas the few records show *F. riparia* to grow on limestone.

1. Einleitung

Der Mensch beeinflusst und verändert das Gesicht der Vegetation fortlaufend. Während in einer natürlichen Landschaft seine Eingriffe zunächst bereichernd wirken, füh-

ren sie bei zunehmender Bevölkerungsdichte und fortschreitender Mechanisierung und Rationalisierung der Kulturtechnik zu einer Verarmung. Es gibt also eine optimale Intensität der menschlichen Beeinflussung, bei der die Diversität der Pflanzendecke am größten ist. Im dicht besiedelten West- und Mitteleuropa ist das Optimum schon längst überschritten. Dieser Wandel an der Vegetation vollzieht sich nicht nur bei den Blütenpflanzen, wo er uns allen augenfällig ist. In ebensolchem Maße sind auch die Kryptogamen davon betroffen, wobei die Veränderungen hier im allgemeinen weniger auffällig verlaufen.

Die weltweit rund 800 Arten umfassende Lebermoosgattung *Frullania* ist in der Schweiz durch die Arten *F. dilatata*, *F. fragilifolia*, *F. inflata*, *F. jackii*, *F. tamarisci* und *F. riparia* vertreten. Auf ihre Gefährdung durch Umweltveränderungen wird besonders von deutschen Autoren mehrfach hingewiesen. Während nach Düll (1980) und Düll & Koppe (1978) im Rheinlande *F. dilatata* „stark im Rückgang“ begriffen ist, sollen dort sowohl *F. tamarisci* wie *F. fragilifolia* „vom Aussterben bedroht“ sein. Auch v. Hübschmann (1982) belegt letztgenannte Art in Niedersachsen mit dem Prädikat „akut vom Aussterben bedroht“, und *F. dilatata* und *F. tamarisci* bezeichnet er als „gefährdet“.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, ein Bild der heutigen Verbreitung der *Frullania*-Arten der Schweiz zu entwerfen und anhand von Herbarstudien den vermuteten Rückgang abzuschätzen (Kap. 2). Die Messungen des pH-Wertes und der Lichtverhältnisse am Standort sowie die Untersuchungen zur Substratwahl (Kap. 3) sollen Auskunft über die Standortansprüche der einzelnen Arten geben und damit mögliche Ursachen des Rückgangs aufzeigen. Diese Faktoren sind im Zusammenhang mit den heute vor sich gehenden Umweltveränderungen von besonderem Interesse. Die Lichtverhältnisse werden hauptsächlich durch forstbauliche Maßnahmen verändert und der pH-Wert der Niederschläge durch hohen Schadstoffgehalt der Luft erniedrigt, was auch auf Boden und Vegetation einen Einfluß hat.

2. Verbreitung

2.1 Vorgehen

Die Untersuchung zur Verbreitung der *Frullania*-Arten in der Schweiz stützt sich auf Herbarstudien und auf rezente Aufsammlungen. Dazu wurden die folgenden Herbarien ausgewertet (Abkürzungen nach Index Herbariorum): BAS, BERN (inkl. Sammlungen Ammann, Eberhardt, Ochsner und Widmer), Chur (Naturmuseum), Engelberg (Kloster), Freiburg (Institut de Biologie végétale, Sammlung Aebischer), G, LAU, NEU, Z; sowie zahlreiche Belege privater Sammler (F. Brüngger, P. Geissler, R. Grandguillaume, S. Grundlehner, E. Hauser, H. Huber, H. Hürlimann, B. Irlet, F. Leimgruber, L. Liebendorfer, R. Mues, F. Rüegsegger, A. Schäfer, C. Scheidegger, N. Schnyder, W. Strasser, E. Urmi, H. Zoller) durchgesehen. In Ergänzung dazu wurde versucht, das Verbreitungsbild durch Feldbeobachtungen abzurunden. Um einen allfälligen Rückgang abschätzen zu können, wurden öfters die bei alten Aufsammlungen erwähnten Lokalitäten aufgesucht. Diese Vergleichsgebiete wurden so ausgewählt, daß einerseits aus einem relativ eng begrenzten Gebiet möglichst viele Belege vorhanden waren, und anderseits sollten sie in verschiedene geographische Räume der Schweiz zu liegen kommen. In diesem Zusammenhang wurden die folgenden Gebiete näher untersucht: *Jura*: Waadtländer Jura in der Umgebung von Ste. Croix; Neuenburger Jura, eine Stelle im Val de Travers; Südfuß des Weißensteins nördlich von Solothurn. Freiburger *Voralpen* südlich Fribourg. *Mittelland*: Bern und Zürich einschließlich einiger Lokalitäten in deren Umgebung. *Südschweiz*: Wallis, Vallée du Trient und Umgebung von Monthei; Tessin, einige Täler nördlich von Locarno.

Zahlreiche weitere Exkursionen in verschiedenste Gebiete der Schweiz ergänzten diese Beobachtungen. So kamen insgesamt rund 1200 Fundortsangaben zusammen, anhand derer die vorliegenden Verbreitungskarten (Abb. 1–6) gezeichnet wurden. Auf diesen werden die Angaben bis 1950 mit einem Kreis, die Funde aus der Zeit danach mit einem Punkt dargestellt. Oft mußten mehrere Fundpunkte in einer Signatur zusammengefaßt werden. Auf eine vollständige Wiedergabe der Fundlisten wird aus Platzgründen verzichtet. Alle Daten sind bei der Verfasserin zu erfragen.

2.2 Die Verbreitung in der Schweiz

2.2.1 *Frullania dilatata* (L.) Dum.

Von *F. dilatata* wurden insgesamt rund 680 Fundortsangaben ausgewertet; sie ist in der Schweiz mit Abstand die häufigste *Frullania*-Art. Sie zeigt eine gleichmäßige Verbreitung über fast das gesamte Untersuchungsgebiet, wobei sie im Osten seltener gesammelt wurde. Aus der Karte (Abb. 1) lassen sich kaum Unterschiede in der Verbreitungstendenz der Art vor und nach 1950 ablesen. Mit den späteren Aufsammlungen gelang es, eine Reihe von „Verbreitungslücken“ zu schließen.

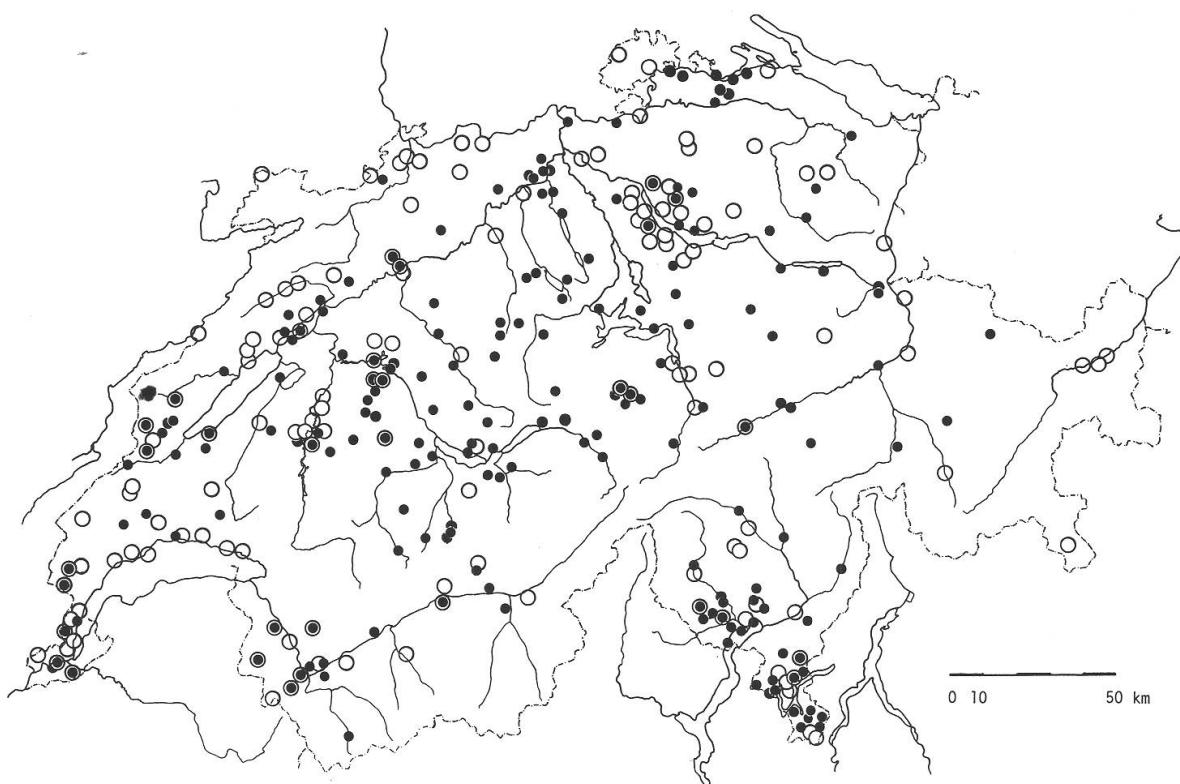


Abb.1. Verbreitung von *Frullania dilatata* in der Schweiz: ○ Funde bis 1950, ● Funde nach 1950.

2.2.2 *Frullania tamarisci* (L.) Dum.

Auch *F. tamarisci* ist in der Schweiz weit verbreitet. Sie ist jedoch etwas weniger häufig anzutreffen als *F. dilatata*: Gesamthaft liegen 415 Fundortsangaben vor. In ei-

nem großen Teil des Mittellandes scheint sie zu fehlen, was durch eigene Feldbeobachtungen bestätigt werden kann. Ebenso wurde sie in den östlichen Landesteilen seltener gesammelt. In der Umgebung von einigen Städten (Zürich, Brugg, Winterthur, Genf, Lugano) war sie vor 1950 öfter aufzufinden als im Zeitraum danach.

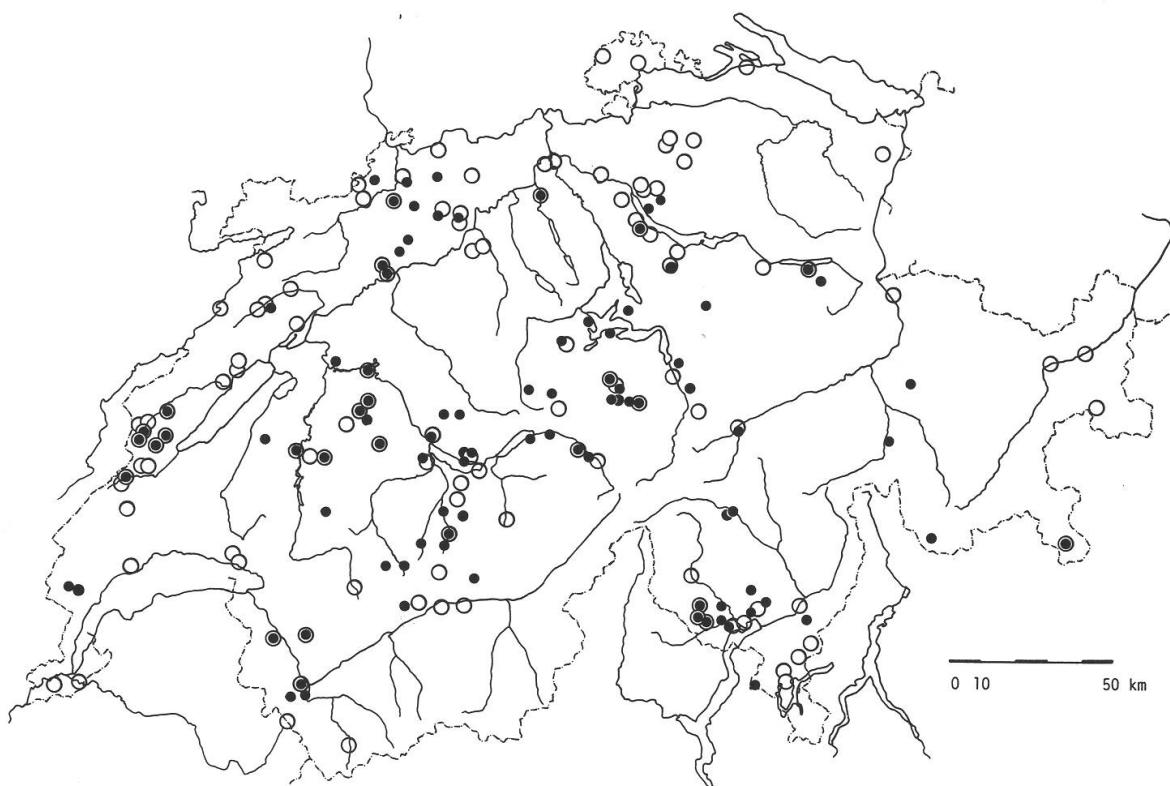


Abb. 2. Verbreitung von *Frullania tamarisci* in der Schweiz: ○ Funde bis 1950, ● Funde nach 1950.

2.2.3 *Frullania fragilifolia* (Tayl.) Gott. et al.

F. fragilifolia tritt in der Schweiz wesentlich seltener auf als die beiden erstgenannten Arten (total 80 Fundortsangaben). Sie zeigt ein diffuses Verbreitungsbild mit Schwerpunkten im Jura und in den nördlichen Voralpen. Der größte Teil der zahlreichen Funde aus dem Waadtländer Jura stammt von Charles Meylan vom Anfang dieses Jahrhunderts und konnte an den meisten aufgesuchten Lokalitäten bestätigt werden. Die spärlichen Aufsammlungen aus dem übrigen Untersuchungsgebiet aus der Zeit vor 1950 werden durch eigene Funde ergänzt.

2.2.4 *Frullania jackii* Gott.

Die Funde der seltenen *F. jackii* (54 Fundortsangaben), sowohl aus der Zeit vor wie nach 1950, befinden sich fast ausschließlich in den Alpen. Es liegt lediglich ein einziger Beleg aus dem Jahre 1912 aus dem Neuenburger Jura vor.

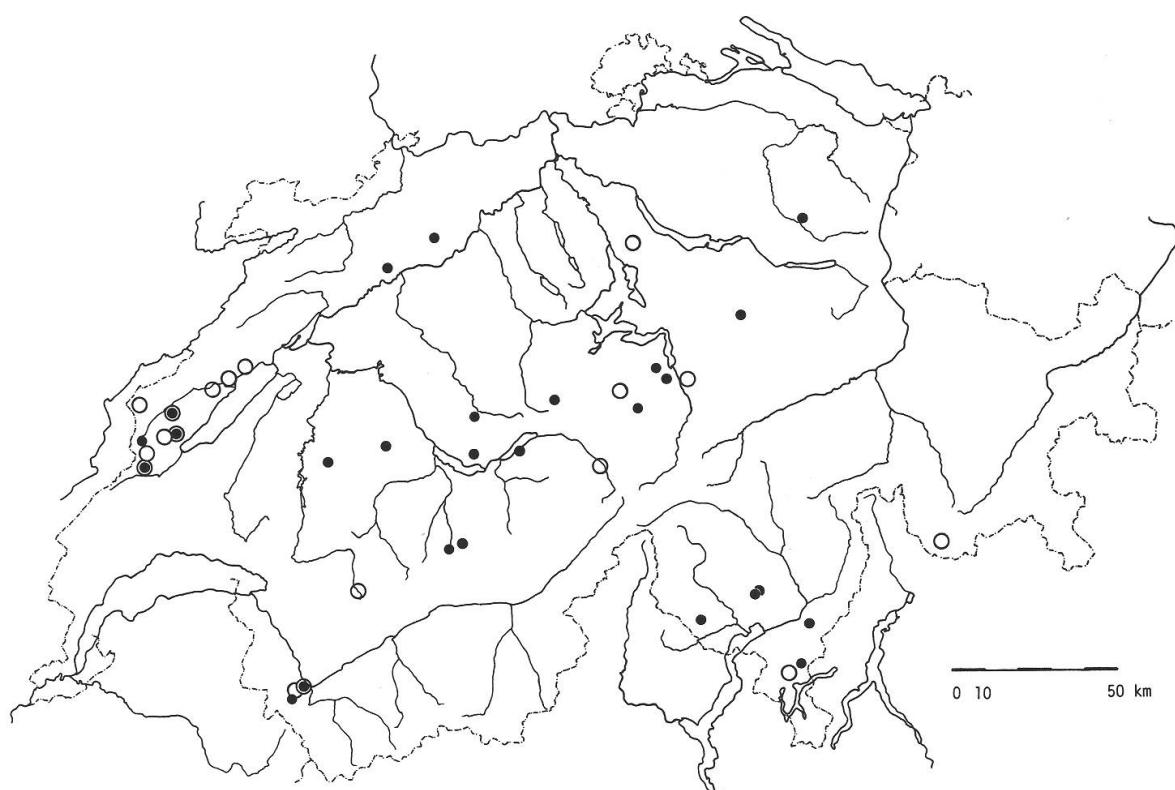


Abb. 3. Verbreitung von *Frullania fragilifolia* in der Schweiz: ○ Funde bis 1950, ● Funde nach 1950.

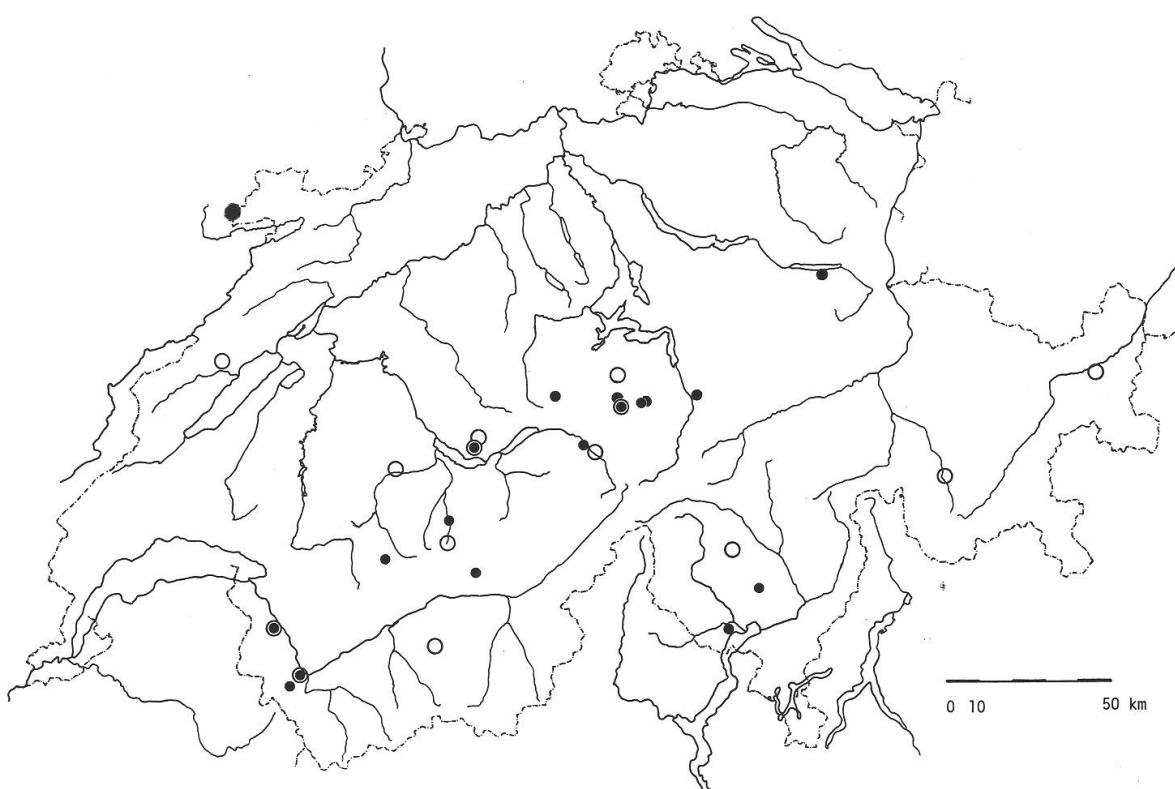


Abb. 4. Verbreitung von *Frullania jackii* in der Schweiz: ○ Funde bis 1950, ● Funde nach 1950.

2.2.5 *Frullania riparia* Lehm.

Das Areal der *F. riparia* beschränkt sich ausschließlich auf das südliche Tessin. Neben den beiden bereits bekannten „klassischen“ Stellen Gandria am Lagonersee und Arogno konnte die Art noch an drei weiteren Orten aufgefunden werden, nämlich am Mte. Caslano, am Mte. Bre (leg. P. Geissler) und im Valle die Caprino nördlich Arogno (leg. P. Geissler).



Abb. 5. Verbreitung von *Frullania riparia* in der Schweiz: ○ Funde bis 1950, ● Funde nach 1950.

2.2.6 *Frullania inflata* Gott.

F. inflata konnte für das Gebiet der Schweiz neu nachgewiesen werden. Der Fundort liegt im südlichen Tessin in der Nähe von Lugano (leg. P. Geissler).

2.3 Vertikale Verbreitung

Einschließlich der eigenen Aufsammlung sind 930 Belege mit einer Höhenangabe versehen oder kann diese aus der Fundortsbezeichnung herausgelesen werden. Die Meereshöhe wird in 100 m-Klassen aufgeteilt: 125–224 m, 225–324 m, usw. Die Klassengrenzen werden so gewählt, um zu verhindern, daß die gerundeten 100 m-Höhenangaben stets darauf fallen. Der prozentuale Anteil der Funde innerhalb dieser Klassen wird errechnet und in Abbildung 7 dargestellt.

F. tamarisci zeigt ihr Verbreitungsmaximum in der montanen Stufe zwischen 400 und 600 m ü. M. Hier liegen rund 35% der insgesamt 300 berücksichtigten Funde. Bis



Abb. 6. Verbreitung von *Frullania inflata* in der Schweiz: • Fund nach 1950.

zu einer Höhe von 1425 m ist die Art in allen Klassen mit mehr als 5%-Anteilen vertreten. Die höchsten Funde liegen bei 2070 m (SG, Flumserberge, leg. N. Schnyder) an kalkfreien Felsen und bei 2100 m (OW, Engelberg, leg. P. F. Greter) auf einem Murmeltierhügel.

Die in der Schweiz weit verbreitete *F. dilatata* findet sich von Tieflagen bis ins Gebirge. Die tiefste Höhenangabe lautet auf 196 m ü. M. (Minusio, Leimgruber, briefliche Mitteilung), der höchste Fundort befindet sich auf 2420 m (OW, Jochstockgrat, leg. P. F. Greter), wo die Art an einem Silikatblock gedeiht. Sie steigt also weiter hinauf als *F. tamarisci*, ihre Hauptverbreitung liegt jedoch in vergleichbarer Höhe; knapp 40% der Funde mit Höhenangabe (512) wurden zwischen 425 und 624 m notiert. Etwa ab 1000 m ü. M. nimmt das Vorkommen von *F. dilatata* kontinuierlich ab, oberhalb 1700 m tritt sie nur noch vereinzelt auf.

Im Gegensatz zu den beiden erstgenannten Arten wurde *F. jackii* in der Schweiz nie unter 570 m (VS, Nähe Monthey) gefunden. Das Verbreitungsmaximum liegt jedoch bei einer größeren Meereshöhe: rund 20% aller Höhenangaben (total 42) fallen in den oberen montanen Bereich zwischen 825 und 924 m. Im übrigen kann bis auf eine Höhe von 2000 m (BE, Lenk, Bettelberg; OW, Engelberg, Laubersgrat, leg. F. Ochsner) kaum eine Abnahme ihres Vorkommens beobachtet werden.

Das tiefste bekannte Vorkommen der *F. fragilifolia* liegt im Tessin (Vezia, Herbier H. Bernet, Lausanne) bei rund 400 m, der höchste Fund stammt von 1670 m ü. M. (BE, Beatenberg). Häufiger ist die Art zwischen 525 und 1324 m anzutreffen: Einen deutlichen Verbreitungsschwerpunkt scheint sie um 550 m aufzuweisen. In dieser Höhenklas-

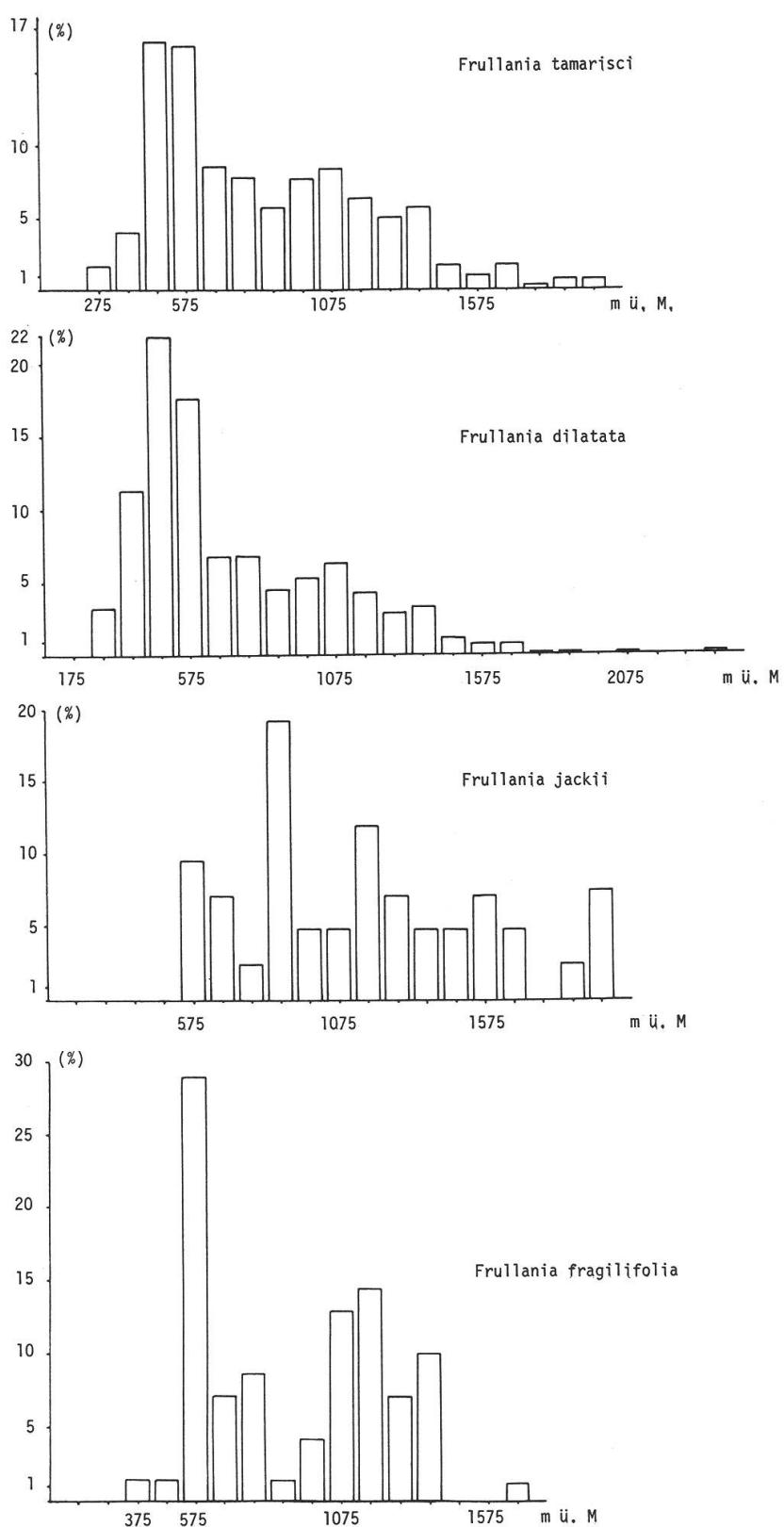


Abb. 7. Vertikale Verbreitung von *Frullania tamarisci*, *F. dilatata*, *F. jackii* und *F. fragilifolia* in der Schweiz. Prozentuale Aufteilung der Funde auf 100m-Klassen.

se liegen nahezu 30% aller Funde, deren Meereshöhe bekannt ist (69). Etwa gleich viele Belege wurden in der hochmontanen Zone zwischen 1025 und 1224 m ü. M. gesammelt.

Die wenigen Aufsammlungen von *F. riparia* aus dem Gebiet der Schweiz stammen von Höhenlagen um 300 m, sowie zwischen 500 und 600 m ü. M.

Die bis anhin einzige Fundstelle im Gebiet der Schweiz von *F. inflata* liegt auf 300 m ü. M.

Anhand der spärlichen Angaben zu den beiden letztgenannten Arten kann nicht von Verbreitungsschwerpunkten gesprochen werden.

2.4 Diskussion

Die vorliegenden Punktkarten (Abb. 1–6) geben einen ersten Überblick über die Verbreitung der *Frullania*-Arten der Schweiz, sie sind jedoch noch keineswegs vollständig. Einerseits werden bei einer Herbarauswertung vor allem die Arbeitsgebiete der einzelnen Sammler abgedeckt. Anderseits konnte auch im Rahmen dieser Lizentiatsarbeit nicht die ganze Fläche der Schweiz gleichmäßig abgesucht werden, da neben der Verbreitung auch die Ökologie und die Soziologie der Frullanien interessierte. So sind „weiße Flecken“ auf der Karte (insbesondere der häufigsten Art *F. dilatata*) nicht in jedem Fall mit einer Verbreitungslücke gleichzusetzen, sondern sie können auch die unzureichende bryologische Erforschung jener Gegend darstellen. Auf der andern Seite kann aus einem Punkthaufen nicht sofort auf ein außergewöhnlich häufiges Auftreten der Art in einem bestimmten Gebiet geschlossen werden. Oft sind sie lediglich ein Ausdruck verstärkter Sammeltätigkeit in diesem Raum.

Aussagen über das Verschwinden bzw. den Rückgang einer Art an einem bestimmten Ort zu machen gestaltet sich sehr schwierig. Oftmals sind die Lokalitäten auf den Herbaretiketten unpräzise angegeben, so daß ihr Auffinden im Gelände Mühe bereitet. Ein Beleg aus einem bestimmten Gebiet heißt weiter nicht, daß die Art hier jemals häufig war und möglicherweise wurde bei einer Feldbegehung genau dieser Fundort übersehen. Häufigkeitsangaben in Lokalfloren sollten ebenfalls mit Vorsicht interpretiert werden, da die verschiedenen *Frullania*-Arten öfters verwechselt wurden (*F. dilatata* als *F. tamarisci* bezeichnet; *F. tamarisci* – besonders Kümmerformen – als *F. fragilifolia* bestimmt), wie sich bei der Herbararbeit ergeben hat.

Ob *Frullania dilatata* (Abb. 1) gegen Osten tatsächlich seltener wird, oder ob die spärlichen Fundpunkte lediglich auf eine geringere Sammelaktivität zurückzuführen sind, kann im Moment nicht entschieden werden, konnte doch der Kanton Graubünden im Rahmen dieser Arbeit leider nicht ausreichend untersucht werden. Es ist jedoch anzunehmen, daß sie bei gezielter Suche noch an etlichen Stellen im Bündnerland gefunden werden könnte, da ihr Areal weit in den Osten reicht. Müller (1951–58) gibt sie von Rumänien, Bulgarien, Griechenland, Kleinasien, Iran, China und Sibirien an. Im Norden findet sie sich bis zum 70. Breitengrad, im Süden bis Nordafrika, in Nordamerika soll sie nach Schuster durch eine ssp. *appalachiana* in den südlichen Appalachen vertreten sein (Grolle 1970).

Auch heute ist *F. dilatata* in der Schweiz noch häufig anzutreffen. Sie meidet weder Stadtgebiete, wo sie an Alleenbäumen oder in Parkanlagen gedeiht, noch (nicht allzu dunkle) Wälder. Optimal entwickelt ist sie jedoch an offenen Standorten, beispielsweise an bachbegleitenden Eschen. Im Tessin scheint sie stellenweise das häufigste Lebermoos überhaupt zu sein.

Wohl wegen ihrer Fähigkeit, starke Austrocknung zu ertragen, sowie ihrer relativ geringen Empfindlichkeit gegen Luftschadstoffe (Barkman 1958), kommt die Art auch noch innerhalb von Städten vor. Allerdings konnte sie Züst bereits 1977 in der „innern Flechtenkampfzone“ der Stadt Zürich nicht mehr beobachten, wo sie Vareschi 1936 noch feststellte. Eine Schädigung auch dieser Organismen durch Schadstoffe in der Luft kann also nicht von der Hand gewiesen werden, wie auch Sipman in Holland und Düll im Odenwald bestätigten mußten (mündliche Mitteilungen).

Die vertikale Verteilung der Funde in der Schweiz (Abb. 7) deckt sich im wesentlichen mit jener in Deutschland (Nordhorn-Richter 1981). Auch dort befindet sich der Verbreitungsschwerpunkt zwischen 200 und 600 m ü. M., allerdings liegen die Höchstwerte wegen der allgemein geringeren Meereshöhe etwas tiefer. Nach Müller (1951–58) steigt die Art maximal bis 2300 m (VS, Arolla). Auf dem Jochstockgrat (OW, ob Engelberg) wurde sie von P. F. Greter jedoch noch auf 2420 m festgestellt.

Während das seltene Auftreten von *Frullania tamarisci* (Abb. 2) in der östlichen Schweiz wegen ungenügender Erforschung des Gebietes nicht als gesichert betrachtet werden darf, läßt sich die Verbreitungslücke im Mittelland durch das Fehlen geeigneter Standorte erklären. Die Art bevorzugt helle, aber vor direkter Sonneneinstrahlung geschützte Stellen mit genügend hoher Luftfeuchtigkeit, wie sie beispielsweise in hochmontanen Tannen-Buchenwäldern, in nicht zu engen Schluchten, oder entlang von Bachläufen zu finden sind. Im Tessin begünstigen hohe Niederschlagsmengen ihr Auftreten, sie gedeiht dort gebietsweise reichlich.

F. tamarisci ssp. *tamarisci* erstreckt sich im Süden von Nordafrika bis in den Norden um den 70. Breitengrad und im Osten bis Sibirien (72 °, Müller 1951–58). Sie erscheint auch in Nordamerika, wo sie durch die Unterarten ssp. *nisquallensis* und ssp. *asagrayana* vertreten ist und in Japan in der ssp. *obscura* (Hattori 1972).

An einigen, auf alten Belegen genannten Lokalitäten konnte die Art nicht wieder aufgefunden werden:

- Am Mont de la Maya ob Ste Croix (VD), wo Meylan sie 1926 auf einer Höhe von 1400 m sammelte. Der größte Teil des Hügels ist heute von einem Forst gleichaltriger Fichten bewachsen, der für *F. tamarisci* kaum geeignete Standorte bietet.
- Im Gebiet zwischen Vallorbe und Ballaigues (VD), von wo im Herbier Colomb-Duplan (LAU) eine riesige Probe aus dem Jahre 1900 von „sapins“ vorliegt. In jenem Wald konnte kein einziger Sproß von *F. tamarisci* entdeckt werden.
- Bei La Crochère unterhalb Bullet (VD). An den als Substrat angegebenen erratischen Blöcken konnte lediglich *F. dilatata* beobachtet werden.
- Im Bois d' Avaux bei Arconciel (FR) gelang es nicht, den Fund „par terre“ von 1923 zu bestätigen.
- Beim Wengistein am Eingang zur Verenaschlucht nördlich von Solothurn. Hier grenzen eine neue Straße und ein modernes Wohnquartier unmittelbar an den heutigen Waldrand. Vermutlich wurden bei deren Bau Bäume, darunter womöglich der *F. tamarisci*-Trägerbaum, gefällt.
- In den Wäldern in der Nähe des Schlosses Waldeck bei Solothurn, wo Belege aus dem Jahre 1867 von Granitblöcken vorliegen. Die erratischen Blöcke sind zwar in recht großer Zahl vorhanden, an diesen wachsen jedoch an Stelle der Frullanien vor allem *Hypnum cupressiforme*, *Dicranum scoparium*, *Dicranodontium denudatum* und *Plagiothecium*-Arten.

In allen diesen Fällen konnte *F. tamarisci* jedoch in einem Umkreis von meist weniger als fünf km von der angegebenen Fundstelle gefunden werden.

Im Gebiet der Stadt Zürich und dessen naher Umgebung wurde *F. tamarisci* gegen Ende des letzten Jahrhunderts mehrmals gesammelt (Tobel bei Fluntern, Saggentobel, Üetliberg, Fällanden). In der „Zürcher Lebermoosflora“ verzichtet Albrecht-Rohner (1972) wegen „großer Verbreitung“ auf eine Auflistung der Fundstellen, z. T. soll sie „massenhaft“ auftreten. Der nächste heute bekannte Fundort liegt gut fünf km südlich am rechten Zürichseeufer im Küsnachter Tobel (1982). Diese wie auch eine früher gesammelte Probe von der selben Lokalität wurden fälschlicherweise als *F. fragilifolia* bestimmt und letztere auch unter diesem Namen publiziert (Albrecht-Rohner 1972). Etwas besser entwickelt konnte die Art auf der linken Seeseite bei Sihlwald an einer Esche gefunden werden (1983).

Während *F. tamarisci* in Zürich und benachbarten Gebieten heute also fehlt, ist sie von Bern aus unmittelbarer Stadtnähe bekannt. Sie wächst dort im Bremgartenwald an einer Pappel und konnte einmal an einer gefällten Buche festgestellt werden. In einem anderen, stark durchforsteten Teil des gleichen Waldes gelang es aber nicht, eine alte Fundortangabe (1881) zu verifizieren. Die vereinzelten Vorkommen stehen im Gegensatz zu Fischers (1858) Angaben, der die Art in der Umgebung Berns als „in Wäldern, auf Erde, besonders am Grunde alter Stämme, an Hohlwegen“ als „nicht selten“ bezeichnete. Auch Meylan (1924) schreibt zu ihrer Verbreitung in der Schweiz kurz: „partout“.

Aus obigem muß geschlossen werden, daß *F. tamarisci* in einigen Gebieten seltener geworden ist. Für ihren Rückgang muß einerseits Biotopverlust verantwortlich gemacht werden. Die ihr zusagenden Standorte fielen dem Städte- und Straßenbau oder einschneidenden forstwirtschaftlichen Maßnahmen zum Opfer. Wirth (1976) nennt intensive waldbauliche Nutzung als Ursache für den Rückgang von Arten der Flechten-gattungen *Lobaria*, *Sticta* und *Nephroma*. Viele dieser Arten bevorzugen alte Laub- und Tannenbäume in luftfeuchten, naturnahen Mischbeständen und meiden dichte Fichtenforste. Auch Poelt (pers. Mitteilung) ist der Ansicht, das zahlreiche epiphytische Arten selten geworden sind, weil heute die lockeren, lichtreichen Wälder mit vielen alten Bäumen weitgehend fehlen. Anderseits wurde in einzelnen Fällen das Mikroklima der Standorte durch die eben erwähnten Maßnahmen wohl derart verändert, daß sie *F. tamarisci* nicht mehr zusagen.

Für den in Norddeutschland beobachteten Rückgang von *F. tamarisci* führt Nordhorn-Richter (1981) das Verschwinden von Feuchtstandorten infolge Entwässerungsmaßnahmen als möglichen Grund an.

Die Verteilung von *F. tamarisci* auf die verschiedenen Höhenstufen (Abb. 7) in der Schweiz ist mit jener in Deutschland (Nordhorn-Richter 1981) vergleichbar, wobei dort die Hauptvorkommen rund 200 m tiefer liegen.

Frullania fragilifolia (Abb. 3) gedeiht an ähnlichen Standorten wie *F. tamarisci*, ist aber wesentlich seltener als diese. Als europäischer Endemit (Grolle 1970) erstreckt sich ihr Areal von Jugoslawien, Griechenland und Nordspanien bis zu den Färöern und im Osten bis zum Karpatenbogen, Bulgarien und Kaukasus. Mit einer Ausnahme konnte *F. fragilifolia* in allen aufgesuchten Gebieten wieder bestätigt werden. Nicht gefunden wurde sie an einem genau bezeichneten erratischen Block im Waadtländer Jura bei L'Abergement. Zusätzlich wurde sie für einige Gegenden der Schweiz neu nachgewiesen. Die kleine Art wurde wohl oft übersehen, wie die spärlichen Herbarbelege vermuten lassen. Sie dürfte bei gezielter Suche noch an weiteren Stellen aufzuspüren sein.

Während nach Müller (1951–58) *F. fragilifolia* in den Alpen bis 1550 m steigen soll, konnte sie im Berner Oberland am Beatenberg noch auf einer Höhe von 1670 m nachgewiesen werden. Als Hauptverbreitungsgebiet nennt Müller „Gebirge zwischen 500

und 1000 m“ und Nordhorn-Richter (1981) erkennt in Deutschland ein gehäuftes Vorkommen um 1000 m. Aus den eigenen Untersuchungen (Abb. 7) geht hervor, daß die Art in der Schweiz zwischen 1000 und 1400 m ü. M. einen Verbreitungsschwerpunkt aufweist. Am meisten Belege liegen jedoch aus Höhenlagen um 550 m vor. Nun ist aber das engere Untersuchungsgebiet (vgl. Kap. 3), wo die ökologischen Messungen durchgeführt und entsprechend viele Proben gesammelt wurden, auf dieser Meereshöhe gelegen, weshalb diese Klasse besonders stark vertreten ist.

Auch die alten Funde von *Frullania jackii* (Abb. 4) konnten an den besuchten Lokalitäten (VS, Vallée du Trient, Umgebung von Montey; BE, Beatenberg) verifiziert werden. Die Art ist nach Müller (1951–58) im Alpenzuge weit verbreitet, aber nicht häufig. Ferner soll sie in den nordeuropäischen Ländern vorkommen und auch in der Tatra, in Klein- und Zentralasien nicht fehlen. Sie dürfte auch in den Schweizer Alpen noch an weiteren Stellen aufzufinden sein.

Aus Abb. 7 ist ersichtlich, daß *F. jackii* in der Schweiz nicht unter 525 m hinabsteigt. Ähnliche Beobachtungen machte auch Nordhorn-Richter (1981) in ihren Untersuchungen: Der tiefste Fundort in Deutschland liegt im Schwarzwald bei 470 m ü. M., wobei die Hauptverbreitung auch hier zwischen (500-) 750 und 1000 m liegt (Philippi 1972). Anderseits ist die Art in großer Meereshöhe (um 2000 m) wesentlich häufiger anzutreffen als die übrigen *Frullania*-Arten. Nach Müller (1951–58) soll sie bis 2400 m hinaufsteigen.

Frullania riparia (Abb. 5) findet im Tessin die Nordgrenze ihres Areals, das sich in Europa am Nordwestrand des Mediterrangebietes von Jugoslawien über eine relativ große Zahl von Fundorten am Alpensüdrand zu den Ostpyrenäen entlangzieht. Daneben ist sie nach Grolle (1970) in den USA und in Ostasien weit verbreitet.

Zu den drei eng umgrenzten Gebieten, aus denen *Frullania inflata* in Europa bis anhin bekannt war (einige Fundstellen um Meran, Norditalien; Südmähren, Tschechoslowakei; Tatika-Berg, Ungarn), gesellt sich als vierter das Südtessin. Dagegen soll die Art in Amerika und Mexiko ziemlich verbreitet sein. Außerdem wird sie von China und Sachalin angegeben (Grolle 1970).

Wegen der geringen Anzahl (bzw. fehlender) alter Belege der vier letztgenannten Arten kann eine Veränderung in der Häufigkeit ihres Vorkommens nicht beurteilt werden.

3. Ökologie

3.1. Beschreibung des Untersuchungsgebietes

Der „Chuchigraben“, der für die ökologischen Erhebungen ausgewählt wurde, liegt gut zwei km nördlich von Solothurn am Südfuß des Weißensteins. Dieser bildet eine mehr als 30 km lange, aus Jurakalken (Malm und Dogger) aufgebaute Bergkette, die gegen Südwesten mit der Kette des Chasseral verschmilzt. Die Fläche des Untersuchungsgebietes selbst ist im nördlichen Teil von Malmkalkschutt überdeckt und geht südlich in die Würmmoränen-Decke über.

In Solothurn beträgt die mittlere Jahrestemperatur 8,5° C. Dies entspricht den Durchschnittswerten der übrigen Stationen im Mittelland. Der Einfluß des Seelandes, das sich durch ein mildes Klima vom übrigen Mittelland abhebt, reicht also nicht bis Solothurn (Fischer 1974).

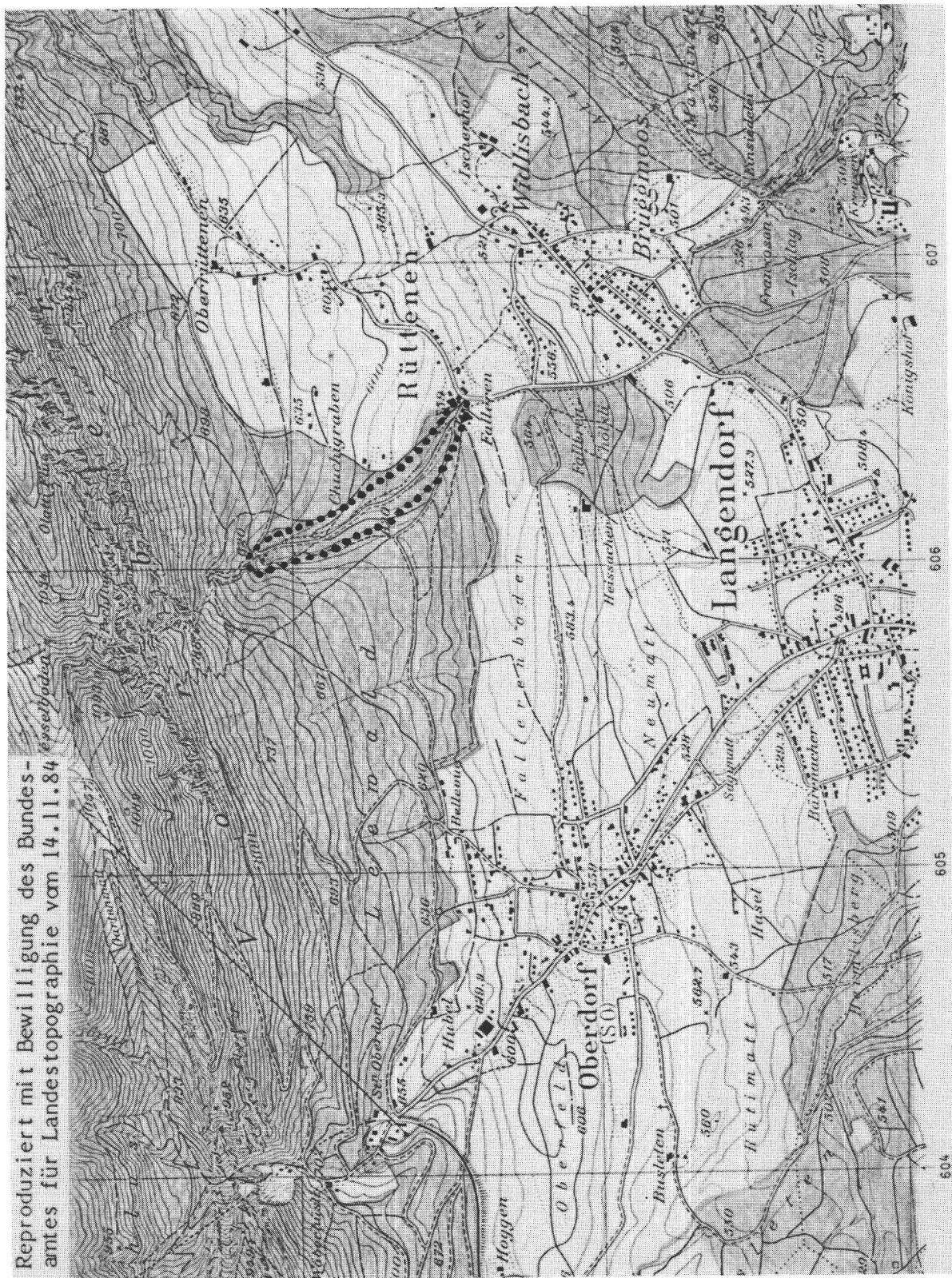


Abb. 8. Geographische Lage des Untersuchungsgebietes (LK der Schweiz 1 : 25 000; Waldflächen schattiert).

Das Niederschlagsmittel liegt bei 1308 mm pro Jahr und damit deutlich höher als im übrigen Mittelland (z.B. Bern 974 mm, Aarau 1061 mm, Sursee 1107 mm). Diese Niederschlagsmenge, die weder in östlicher noch in westlicher Richtung in ähnlicher Lage am Jurasüdfuß je erreicht wird, wird durch die Stauwirkung des Weißensteins (als höchste Erhebung der ersten Jurakette) verursacht.

Wie für die meisten Tieflagen der Alpennordseite typisch, überwiegen auch in Solothurn die trüben Tage (157,6) bei weitem über die heiteren (42,3). Die Bewölkung ist stark; so wird für den Januar (1901–1940) ein Mittel von 8,2 Zehnteln angegeben, und selbst im wolkenärmsten Monat August ist es durchschnittlich größer als fünf Zehntel.

Nebel sind in Solothurn häufig (56 Nebeltage pro Jahr). Dabei dürfte der klimatische Einfluß der Aare eine Rolle spielen, die in der kalten Jahreszeit relativ warmes Wasser aus dem Bielersee führt.

Das Untersuchungsgebiet gehört, wie überhaupt die Wälder des ganzen Mittellandes in der montanen Stufe, in die Buchenwaldzone. Allerdings wurde die natürliche Waldvegetation durch forstbauliche Maßnahmen zugunsten des Nadelholzes stark verändert.

Entlang des Bachlaufes finden wir einen Reichtum an *F. tamarisci* und *F. fragilifolia*, wie er in dieser Stufe eher selten anzutreffen ist (vgl. Kap. 2). Der Grund dafür ist wohl in der klimatischen Sondersituation (hohe Niederschläge, große Nebelhäufigkeit) zu suchen. Als häufigste Trägerbäume treten Berg-Ahorne, die vor rund 85–90 Jahren hier angepflanzt wurden, und einige mächtige, alte Buchen auf. Bedingt durch den Bach und die Straße ist der Kronenschluß locker, wodurch ein helles Bestandesklima entsteht. Gesellschaftsmäßig ist dieser Bereich entsprechend seiner Lage am Hangfuß dem Aro-Fagetum zuzurechnen, das hier auf einer basenreichen, schwach sauren bis neutralen Braunerde stockt (Borer 1982).

In größerer Entfernung (über 10 m) vom Bach konnten die beiden Arten nur an wenigen Stieleichen beobachtet werden. *F. dilatata* anderseits wächst zwar auch im Waldesinnern an Ahornen, Buchen, Eichen und Eschen, in optimaler Entwicklung erscheint sie jedoch erst am Waldrand und in der Lichtung.

3.2 pH-Wert

In den folgenden Kapiteln werden die Ausdrücke „Rinde“ und „Borke“ synonym verwendet, obwohl mit den angestellten Messungen effektiv das pH der obersten, abgestorbenen Rindenschicht, der Borke nämlich, erfaßt wird.

3.2.1 Zusammenstellung von Borken-pH-Werten aus der Literatur

Die Azidität der Borke ist ein wichtiger chemischer Faktor, der die Epiphytenvegetation entscheidend beeinflußt. Nachfolgend (Tab. 1) sind einige Werte für die häufigen einheimischen Baumarten zusammengestellt, wobei nur ein Teil der zahlreichen Arbeiten, die sich damit beschäftigen, berücksichtigt werden konnte (vgl. u.a. die Literaturzusammenstellung bei Barkman 1958).

3.2.2 Vergleich verschiedener Methoden der pH-Messung

Bei der Messung der Azidität sollten die folgenden Bedingungen erfüllt sein:

- Der zu messende Wert sollte möglichst dem entsprechend, welchem die epiphytische Vegetation ausgesetzt ist.
- Um weder den Baum noch dessen Bewuchs durch Epiphyten zu schädigen, sollte die Messung mit einer kleinen Rindenmenge durchgeführt werden können.

- Die Vergleichbarkeit zwischen den Messungen sollte gewährleistet sein: In diesem Zusammenhang sollte einerseits geprüft werden, ob jahreszeitliche Schwankungen der Rinden-pH-Werte vorliegen. Anderseits sollte getestet werden, ob sich die Borkenstücke aufbewahren lassen, ohne daß darauf chemische Prozesse ablaufen, die den pH-Wert verändern. Solche Aufbewahrungs- bzw. Konservierungsmöglichkeiten hätten erlaubt, den Versuch auf ein größeres Gebiet, das nicht in einem Tag besammelt werden konnte, auszudehnen.

In einem Vorversuch sollten diese Fragen geklärt, sowie verschiedene, zum Teil in der Literatur verwendete Methoden miteinander verglichen werden. Das Material dazu wurde am 22. November 1982 an zum Fällen bestimmten Bäumen im Bremgartenwald bei Bern eingesammelt. An diesen konnte ohne Bedenken die für den Methodenvergleich benötigte Borkenmenge weggenommen werden. Mit Hilfe eines Stanzeisen wurden ca. 1,5 m über dem Boden in Südexposition kreisförmige Rindenstücke von drei cm Durchmesser entfernt. Von Buche (*Fagus sylvatica*), Stieleiche (*Quercus robur*) und Weißtanne (*Abies alba*) wurde das pH nach den acht im folgenden kurz dargestellten Methoden bestimmt. Pro Methode und Baumart wurden je drei Parallelen angesetzt:

1. Die Rindenstücke werden labortrocken (1 Tag) gewogen, vom Bewuchs befreit und mit achtfachem Gewicht destillierten Wassers versetzt. Nach 24 Stunden auf dem Schüttler wird die Rinde entfernt und mit einer Glaselektrode der pH-Wert in der Lösung bestimmt.
2. Wie unter 1. beschrieben, aber mit dem Gewichtsverhältnis Rinde zu Wasser 1 : 30.
3. Wie unter 2. beschrieben, aber die Rindenstücke werden zuvor zerkleinert.
4. Wie unter 2. beschrieben, aber die Rindenstücke werden zuerst zerkleinert und anschließend im Mörser zu Pulver zermahlen.
5. Die Rindenstücke werden mit ihrer Oberfläche auf das Wasser gelegt und 24 Stunden stehen gelassen (Simulation des herablaufenden Wassers). Gewichtsverhältnis Rinde zu Wasser 1 : 30.
6. Die Rinde wird 24 Stunden im Trocknungsschrank bei 105 °C getrocknet und darauf wie unter 2. beschrieben weiterbehandelt.
7. Die Rinde wird 24 Stunden bei 30 °C im Umluft-Trocknungsschrank getrocknet und anschließend wie unter 2. angegeben behandelt.
8. Die Rinde wird während zweier Wochen im Tiefkühlraum aufbewahrt und danach ebenfalls mit der unter 2. beschriebenen Methode das pH bestimmt.

In den von verschiedenen Autoren praktizierten Methoden zur pH-Bestimmung variiert das Gewichtsverhältnis Rinde zu Wasser von 1 : 5 bis 1 : 8. Sjögren (1961) konnte nachweisen, daß bis zu einem Verhältnis von 1 : 6 die Wassermenge keinen Einfluß auf das gemessene pH hat. Vorliegende Ergebnisse (Tab. 2) zeigen, daß dies nicht mehr gilt bei einem Verhältnis von 1 : 30. Die Verdünnung ist zu groß, wodurch ein etwas zu hoher Wert gemessen wird. Mit Ausnahme des ersten Versuches wurden alle folgenden mit dem Verhältnis Rinde zu Wasser von 1 : 30 angesetzt. Um den Einfluß der verschiedenen Methoden abschätzen zu können, müssen die Ergebnisse stets mit Nr. 2 verglichen werden.

Tab. 1. Zusammenstellung von Borken-pH-Werten aus der Literatur

	BARKMAN 1958 1)	Durch- schnitt	SKYE 1968 compari- son area	transitio- nal zone	SOJÖGREN 1961 Stamn- region	GILBERT 1965 Entfernung von Newcastle (km) 2	FABIESZEW- SKI 1968 31	KERSHAW- 1964 31	BATES & BROWN 1981
<i>Acer pseudoplatanus</i>	6.1 - 6.9 (5.1-7.7)	6.3	5.05 - 5.8	3.15 - 4.5	2.8 - 3.7				
<i>Alnus glutinosa</i>	4.2 - 5.0	4.8				3.1	4.0	4.8	4.1 - 7.1
<i>Abies alba</i>								5.6	
<i>Betula</i> sp.	3.7 - 4.4 (-4.9)								
<i>Fagus sylvatica</i>	5.1 - 5.8 (4.1-7.1)•	5.39							
<i>Fraxinus excelsior</i>	5.2 - 5.8 (-6.8)	5.5	5.3 - 5.9	3.55 - 4.8	2.85 - 3.5	5.5 - 6.0 5.9 - 6.3 5.9 - 7.4 6.1 - 7.2	3.4	4.0	4.2
<i>Juglans regia</i>	4.3 - 7.3*								
<i>Picea abies</i>	3.8 - 4.5 (-6.0)*								
<i>Pinus sylvestris</i>	3.4 - 3.8 (-4.3)		3.05 - 3.4	2.75 - 3.0	2.5 - 3.95				
<i>Pyrus communis</i>		4.8							
<i>Quercus</i>									
<i>Q. robur</i>	3.7 - 5.0 (2.9-6.4)	4.5	3.75 - 4.5	2.6 - 3.2	2.4 - 2.8	4.5 - 5.9 4.8 - 5.8 5.9 - 7.0			
<i>Q. petraea</i>									4.3 - 5.3
<i>Salix</i> sp.	5.0 - 5.2 (-7.1)								
<i>Tilia</i> sp.	4.8 - 6.2 (3.8-6.5)	5.6	4.1 - 4.65	2.75 - 3.3	2.4 - 2.8				
<i>Ulmus</i>									
<i>U. glabra</i>	4.5 - 6.2	5.4							
<i>U. campestris</i>	4.5 - 6.2 (3.6-6.8)	5.4						4.6	

1) Alle verfügbaren Daten betreffend die europäischen Baumarten wurden berücksichtigt
 • nach BARKMAN (1958): "probably dust impregnated"

Tab. 2. pH-Werte unterschiedlich behandelter Rindenstücke (Erläuterungen siehe Text)

Methode	1	2	3	4
Baumart				
<i>Fagus sylvatica</i>	5.4 5.32 - 5.50	5.5 5.44 - 5.61	5.5 5.36 - 5.61	5.6 5.29 - 5.69
<i>Quercus robur</i>	4.0 3.92 - 4.11	4.2 4.15 - 4.22	4.0 3.97 - 4.03	3.9 3.87 - 3.89
<i>Abies alba</i>	4.3 4.10 - 4.40	4.5 4.43 - 4.51	4.3 4.26 - 4.48	4.0 3.89 - 3.99
	5	6	7	8
<i>Fagus sylvatica</i>	5.7 5.57 - 5.81	5.1 4.94 - 5.15	5.6 5.46 - 5.75	5.7 5.56 - 5.80
<i>Quercus robur</i>	4.2 4.10 - 4.27	3.9 3.84 - 4.01	4.0 3.91 - 4.01	3.9 3.91 - 3.92
<i>Abies alba</i>	4.7 4.66 - 4.83	4.2 4.14 - 4.33	4.8 4.77 - 4.98	4.4 4.12 - 4.56

Bei der Eichen- und Tannenrinde hat das Zerkleinern bzw. Pulverisieren der Borke eine Erniedrigung des pH-Wertes zur Folge. Diese Feststellung hat auch Sjögren (1961) auf Öland gemacht. Er ist der Auffassung, daß die durch Auslaugen ziemlich großer Rindenstücke erhaltenen pH-Werte besser den natürlichen Verhältnissen entsprechen. Durch Pulverisieren der Proben, wie dies beispielsweise Hale (1955) oder Gilbert (1965) praktizieren, dürften die Werte verfälscht werden. – Bei der Buche konnte dieser Effekt nicht beobachtet werden, wohl deshalb, weil sie eine extrem dünne Borke besitzt.

Das mit der fünften Methode gemessene pH dürfte dem für die Epiphytenvegetation relevanten am nächsten kommen. Probleme ergeben sich hier, wenn ein Teil der Rindenstücke nach einer gewissen Zeit untersinkt, weshalb die Methode nicht einheitlich angewendet werden kann.

Eine Vorbehandlung im Trocknungsschrank bei 105 °C setzte den pH-Wert um 0,3–0,4 Einheiten herab. Möglicherweise wird durch die große Hitze die Borke aufgesprengt, so daß mehr Stoffe (Protonen, Säurereste von Makromolekülen) herausgelöst werden können.

Weder beim Trocknen bei 30 °C noch beim Tiefkühlen blieb das pH konstant. Auch war bei den verschiedenen Baumarten keine gleichsinnige Veränderung festzustellen. Es scheinen hier Prozesse abzulaufen, die vor allem von der Art der Rinde abhängen und die durch die angewandten Methoden nicht unterbrochen oder dadurch erst in Gang gesetzt werden.

Schließlich wurden im Untersuchungsgebiet noch Aziditätsbestimmungen an den gleichen Bäumen zu verschiedenen Jahreszeiten vorgenommen. Die Resultate sind in Tab. 3 dargestellt. Daraus geht hervor, daß in den meisten Fällen die pH-Werte im Frühjahr um eine halbe bis eine ganze Einheit tiefer liegen als im Herbst.

Für die epiphytische Vegetation mindestens ebenso entscheidend wie das Borken-pH dürfte der Aziditätsgrad des Stammabflusses sein. Die Messung desselben, wie sie beispielsweise von Züst (1977) durchgeführt wurde, ist mit einem Aufwand verbunden, der im Rahmen dieser Arbeit leider nicht geleistet werden konnte.

Aufgrund der Ergebnisse aus den Vorversuchen wird ersichtlich, daß für die eigentliche Messung ein standardisiertes Vorgehen anzuwenden ist, damit die Meßwerte vergleichbar werden: Die vorliegenden pH-Bestimmungen beschränken sich auf das Substrat Borke, wobei die oben unter Punkt 2 beschriebene Methode am zweckmäßigsten erscheint. Sie dürfte den realen Gegebenheiten am nächsten kommen, da Nr. 5 („schwimmen lassen“) sich nicht in allen Fällen durchführen läßt. Von der Aufbewahrung bzw. „Konservierung“ der Borkenstücke muß abgesehen werden, ebenso von einer zeitlichen Verschiebung des Einsammelns, was eine Beschränkung des Untersuchungsgebietes (vgl. Kap. 3.1) unumgänglich macht.

Tab. 3. Borken-pH-Werte zu verschiedenen Jahreszeiten

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
29./30. 10. 1982	7,0	5,6	5,3	4,8	6,3	5,9	5,3	5,5	5,5	7,4
27. 4. 1983		6,0	4,8	5,3	4,2	5,4	4,9	4,8	5,5	5,0

Substrat: 1: *Acer campestre*; 4, 5, 6: *A. pseudoplatanus*; 2, 7, 9: *Fagus sylvatica* 3: *Fraxinus excelsior*; 10: *Ulmus* sp.

Die Rinde wurde am 26. September 1983 eingesammelt. Mit Stanzeisen und Messer wurden nach Entfernen des *Frullania*-Bewuchses Kreisflächen von drei cm Durchmesser möglichst dünn abgeschält. Die Löcher wurden anschließend mit „Ramag“ (für Wundverschluß an Obst- und Ziergehölzen, Maag AG, Dielsdorf) verstrichen, um ein Eindringen von Keimen zu verhindern. Das Auslaugen und die pH-Messung erfolgte nach der oben unter 2. beschriebenen Methode.

3.2.3 Ergebnisse

Die pH-Messungen der Borkenstücke unter den Frullanien ergaben für *F. dilatata* im Durchschnitt einen höheren Wert als für die beiden anderen Arten: (Neben dem Mittelwert und der Standardabweichung sind sowohl der tiefste und der höchste gemessene Wert, sowie in Klammer die Anzahl der Messungen notiert.)

<i>Frullania dilatata</i>	$5,9 \pm 0,5$	(15)
	4,6 – 7,0	
<i>F. tamarisci</i>	$5,3 \pm 0,6$	(12)
	4,6 – 6,2	
<i>F. fragilifolia</i>	$5,4 \pm 0,4$	(13)
	4,3 – 6,2	

Die Resultate aus den Aziditätsmessungen wurden nach Baumarten aufgetrennt, um einen Vergleich mit der Literatur zu ermöglichen:

<i>Acer campestre</i>	7,0	(1)
<i>A. pseudoplatanus</i>	$5,6 \pm 0,5$	(24)
	4,6 – 6,3	
<i>Fagus sylvatica</i>	$5,5 \pm 0,4$	(5)
	5,2 – 6,1	
<i>Fraxinus excelsior</i>	$5,7 \pm 0,3$	(5)
	5,2 – 6,1	
<i>Pyrus malus</i>	$6,7 \pm 0,4$	(2)
	6,3 – 7,0	
<i>Quercus robur</i>	$5,0 \pm 0,4$	(5)
	4,6 – 6,0	

F. fragilifolia gedeiht im engeren Untersuchungsgebiet fast nur an Berg-Ahorn. Um auszuschließen, daß der pH-Unterschied im Substrat der drei Arten lediglich durch verschiedene Baumarten bedingt ist, wurden die Werte der Ahorne (als häufigste untersuchte Trägerbaumart) gesondert betrachtet. Auch hier können dieselben Unterschiede – etwas weniger ausgeprägt – festgestellt werden:

<i>Frullania dilatata</i>	$5,8 \pm 0,6$	(9)
	4,6 – 6,5	
<i>F. tamarisci</i>	$5,7 \pm 0,3$	(4)
	4,3 – 6,2	
<i>F. fragilifolia</i>	$5,6 \pm 0,5$	(11)
	5,4 – 6,2	

3.2.4 Diskussion

Die Testversuche in Kapitel 3.2.2 (Tab. 2 und 3) zeigen eine zum Teil beträchtliche Abhängigkeit des pH-Wertes vom Zeitpunkt und von der Methode der Messung. Faktoren, welche die Azidität der Rinde ebenfalls beeinflussen, sind Staubanflüge, Borkenwunden und Vogelexkreme, die neutralisierend wirken. Weiter spielt die Nähe zum Meer (hier vernachlässigbar), zu Städten (vgl. z. B. Gilbert 1965) und zu Industrieanlagen eine entscheidende Rolle. Der pH-Wert ist auch abhängig von der Lage am Stamm; er nimmt im allgemeinen von der Basis an aufwärts ab. In Regenrinnen ist er bedeutend niedriger als in deren Umgebung (Barkman 1958). Mit dem Alter eines Baumes erniedrigt sich auch sein Rinden-pH, wie Du Rietz (1944) und Margot (1965) in ihren Untersuchungen feststellten. An Straßenbäumen ist wegen der fortschreitenden Staubimprägnierung der umgekehrte Effekt zu beobachten. Schließlich übt auch die Epiphytenvegetation selber einen Einfluß auf den Säuregrad der Rinde aus.

Aus obigen Gründen lassen sich die teilweise großen Spannweiten der pH-Werte an den gleichen Baumarten verstehen (Tab. 1). Ein direkter Vergleich zwischen Werten aus verschiedenen Arbeiten kann nur bedingt erfolgen, zumal einzelne Autoren weder über die verwendete Methode noch über spezielle Verhältnisse Angaben machen.

Der pH-Wert von 5,6 von *Acer pseudoplatanus* liegt außerhalb des von Barkman (1958) angegebenen engeren Bereichs und auch deutlich tiefer als sein Mittelwert (6,3). Von verschiedenen Autoren (u. a. Müller 1938) wird auf das speziell hohe pH der Ahornborke hingewiesen, was durch die vorliegende Untersuchung nicht bestätigt wer-

den kann. Tiefere Werte werden jedoch auch von Gilbert (1965) und zum Teil, in Abhängigkeit von der epiphytischen Gesellschaft, von Fabieszewsky (1968) erwähnt. Die Werte von *Fagus*, *Fraxinus* und *Quercus robur* hingegen sind jenen Barkmans sehr ähnlich. Mit 6,7 ist das pH von *Pyrus malus* um fast zwei Einheiten höher als dasjenige von *P. communis*. Ein so großer Unterschied kann nicht allein auf die verschiedenen Arten zurückgeführt werden. Hier dürfte eine der eingangs erwähnten Ursachen eine Rolle spielen. Möglicherweise wird der untersuchte Apfelbaum auch mit Pestiziden behandelt. Dies soll nach Barkman (1958) eine neutralisierende Wirkung auf das Borken-pH ausüben.

Mehrere Autoren teilen die Epiphyten aufgrund ihrer pH-Amplitude in verschiedene Klassen ein: Sjögren (1961) unterscheidet euryazide Epiphyten mit einer großen pH-Toleranz (4,0–7,5) von den stenoaziden, die eine enge pH-Amplitude besitzen (1,5 Einheiten), Du Rietz (1932) führt eine Reihe von Begriffen ein, um verschiedene Grade der Azidität anzugeben. Nach Waldheim (1944) besitzen viele Epiphyten ähnliche pH-Bereiche, aber unterschiedliche Optima. Gemäß Barkmans (1985, S. 112) Einteilung sind *Frullania dilatata* als subneutrophytisch, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* als (schwach) azidophytisch zu bezeichnen. Dies stimmt mit ihren soziologischen Vorkommen überein (Bisang 1986): *F. dilatata* ist fast ausschließlich in Leucodontetalia-Gesellschaften anzutreffen. Von dieser Ordnung schreibt Barkman (1958), daß sie sich „by being mostly nitrophilous“ von den anderen Ordnungen unterscheidet. Die *F. tamarisci*- und *F. fragilifolia*-Bestände lassen sich meist den Ordnungen Dicranetalia und Nekkeretalia zuordnen. Letztere beschreibt Barkman als subazidophytisch. Zur ersten macht er keine Aussagen über ihren pH-Bereich, schreibt aber, daß sie sich von den Neckeretalia durch ihren mehr xerophytischen Charakter differenziert. Daraus kann geschlossen werden, daß die beiden Ordnungen vergleichbare pH-Amplituden besitzen.

Die tieferen pH-Werte der Borke im Frühjahr dürften auf eine Akkumulation von Schwefeldioxid während der Heizperiode zurückzuführen sein (Fuhrer, mündliche Mitteilung). Ähnliche jahreszeitliche pH-Schwankungen wurden auch im Regenwasser festgestellt. In Birmensdorf beispielsweise wurde das pH im Regenwasser während zweier Jahre täglich, bzw. nach jedem Regenfall, an zwei Stellen gemessen. Der durchschnittliche Jahresgang der Freilandmessung zeigt das Minimum von pH 4,7 im Februar und den Höchstwert von 6,1 im August (Keller, unpubl.). Nach Fuhrer sind hier die Kausalzusammenhänge aber noch weitgehend ungeklärt. Neben Luftschaadstoffen dürften auch klimatische Faktoren eine Rolle spielen.

3.3 Relativer Lichtgenuß (RL)

Um etwas über die Lichtansprüche der *Frullania*-Arten aussagen zu können, wird der relative Lichtgenuß zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten bestimmt. Seit Wiesner (1907) versteht man darunter „das Verhältnis der Lichtstärke am Standort zur Intensität des gleichzeitigen Gesamtlichts im Freien“.

Um die Vergleichbarkeit der Werte zu gewährleisten, erwies es sich auch hier als zweckmäßig, das Untersuchungsgebiet so einzuschränken, daß die Messungen innerhalb eines Tages durchgeführt werden konnten.

3.3.1 Methode

Die Messungen wurden am 6. Juli zwischen 10.30 und 14 Uhr (Sommerzeit), am 12. Juli zwischen 16 und 18 Uhr (SZ) und am 28. Dezember zwischen 10.15 und 13.45 an jeweils den gleichen Stellen im Chuchigraben (vgl. Kap. 3.1) durchgeführt. Es wurde darauf geachtet, daß es sich um wolkenlose und klare Tage handelte.

Die Lichtintensität des Standortes wurde flach am Stamm unmittelbar über den Frullanien, also senkrecht zur Oberfläche, mit einem Luxmeter gemessen. Wenn am gleichen Stamm mehrere voneinander getrennte *Frullania*-Rasen wuchsen, wurden diese gesondert behandelt. Bei ausgedehnten Flächen wurde die höchste und die geringste Lichtstärke festgestellt und daraus bei der Auswertung ein Mittelwert errechnet. Ebenso wurde verfahren, wenn die Lichtintensität infolge durch den Wind bewegter Äste und Blätter stark schwankte. Daneben wurde ständig die Lichtstärke auf offenem Feld gemessen. Aus den so gewonnenen Daten konnte der relative Lichtgenuss ermittelt werden.

Aus jeder Meßserie wurde anschließend für die drei Arten *F. dilatata*, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* je ein Durchschnittswert berechnet. Weiter wurde der relative Lichtgenuss in 10%- bzw. 1%-Klassen eingeteilt und der prozentuale Anteil der Messungen in diesen festgestellt (Abb. 9).

In zwei Fällen (28. 12.) war die am Stamm gemessene Lichtintensität größer als diejenige des vollen Tageslichts. Dadurch ergibt sich ein relativer Lichtgenuss von über 100%. Dies ist möglich, wenn der Einfallswinkel der Strahlung auf die im offenen Feld waagrecht gehaltene Photozelle des Luxmeters kleiner ist als derjenige auf ihre senkrechte Lage am Stamm.

3.3.2 Ergebnisse

Von den untersuchten Arten erhält *F. dilatata* im Mittel stets am meisten Licht. Die Sommerwerte von *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* liegen nahe beisammen, während der Winterdurchschnitt der ersten deutlich höher ist und sich dem von *F. dilatata* nähert. Insgesamt sind die Mittelwerte aus den Sommermessungen für alle drei Arten kleiner als im Winter.

	Sommer vormittag (6. 7.) %	Sommer nachmittag (12. 7.) %	Winter (28. 12.) %
<i>Frullania dilatata</i>	2,8 (33)	7,9 (31)	20,0 (29)
<i>F. tamarisci</i>	1,2 (16)	3,3 (16)	18,7 (16)
<i>F. fragilifolia</i>	1,1 (22)	2,5 (21)	5,3 (22)

Abb. 9 zeigt, daß der relative Lichtgenuss für alle drei Arten meist weniger als 10% beträgt. Die Ergebnisse aus der Messung vom 6. Juli (vormittags) für *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* liegen sogar ausschließlich in diesem Bereich. Im Sommer konnte nur für *F. dilatata* ein RL von mehr als 20% beobachtet werden. Während *F. fragilifolia* nie mehr als ein Fünftel vom vollen Tageslicht erhält, erreichte der Lichtgenuss an zwei Standorten von *F. tamarisci* im Winter um hundert Prozent.

In der Verteilung der Werte innerhalb der Klasse 0 bis 5% RL lassen sich keine gesetzmäßigen Unterschiede zwischen den drei Arten erkennen. Vielmehr ist allen gemeinsam, daß die Lichtstärke im Sommer häufiger weniger als 1% des Lichts im offenen Feld beträgt. Im Winter hingegen wurden nie so tiefe Werte gemessen.

3.3.3 Diskussion

Auf den ersten Blick scheinen die Werte für den relativen Lichtgenuss recht tief zu liegen, zumal die Standorte der Frullanien im Untersuchungsgebiet als licht beschrieben wurden (Kap. 3.1). Aus diesem Grunde wurden Vergleichsmessungen in einem benachbarten Fichten-Buchen-Mischbestand ohne *Frullania* vorgenommen. Hier wurde

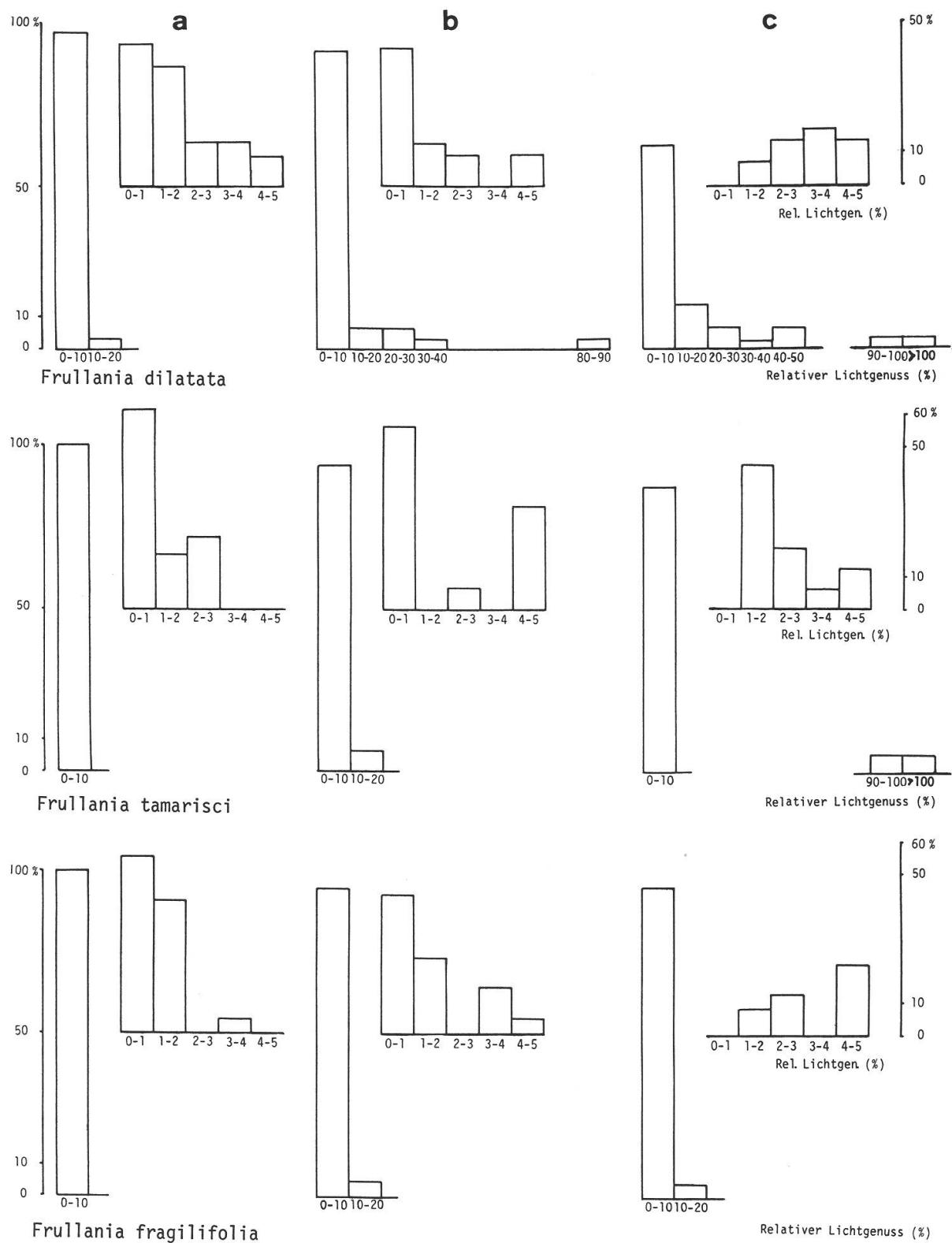


Abb. 9. Relativer Lichtgenuß (RL) von *Frullania dilatata*, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten. Prozentuale Aufteilung der Messungen auf verschiedene Klassen des RL a) 6. 7., b) 12. 7., c) 28. 12. 1983.

am 6. Juli 1983 die Lichtstärke an Baumstämmen in 1,7 m Höhe und verschiedener Exposition ermittelt und davon nach dem im Kapitel 3.3.1 beschriebenen Vorgehen der relative Lichtgenuß bestimmt. Daraus ergibt sich ein Durchschnittswert von 0,14%, wobei die Einzelwerte zwischen 0,09 und 0,65% streuen. Die Werte an den *Frullania*-Standorten liegen also deutlich höher. Man darf nicht vergessen, daß die Messungen flach (\pm senkrecht) am Stamm ausgeführt wurden, wodurch weniger Licht auf die Photozelle auftrifft, als wenn sie horizontal gehalten wird. Es wurde jedoch absichtlich diese Methode angewendet, weil der damit festgelegte Wert dem für die Moose relevanten am nächsten kommt.

Die Sommervormittagswerte (6. 7.) der drei Arten unterscheiden sich nur geringfügig. Am Nachmittag (12. 7.) liegt das Mittel für *F. dilatata* jedoch deutlich höher. Dies ist darauf zurückzuführen, daß sie auch an offeneren Standorten in Westexposition geblieben ist, während die andern beiden Arten diese Stellen meiden. Derartige zeitweise besonnte Standorte sind im Untersuchungsgebiet nur wenige anzutreffen. Es ist deshalb anzunehmen, daß in Gebieten, wo *F. dilatata* mehr solche ihr zusagende Wuchsorte findet, ein höherer relativer Lichtgenuß bestimmt werden könnte. Anderseits kommt *F. dilatata* auch an geschützteren Stellen – hier jedoch weniger üppig – vor, wie aus der Verteilung der Werte auf die verschiedenen Klassen (Abb. 9) ersichtlich ist.

Im Winter ist der relative Lichtgenuß für alle Arten größer, was auf das Fehlen der Belaubung zurückzuführen ist. Zu dieser Jahreszeit ist auch die Gefahr der Austrocknung wegen der tieferen Temperaturen geringer.

Es ist schwierig, den Einfluß des Lichts von jenem der Feuchtigkeit und der Temperatur zu trennen. Nur im Experiment unter kontrollierten Bedingungen kann die Lichtintensität variiert werden, ohne die Evaporation zu verändern. Bis jetzt wurde nur für wenige Moose (z. B. *Schistostega pennata*, *Tetraphis pellucens*, Richards 1932) nachgewiesen, daß Starklicht selbst eine tödliche Wirkung ausübt, auch wenn die Evaporationsrate tief gehalten wird. In Bezug auf die Frullanien dürfte es eher die durch Sonne und Licht verursachte Trockenheit sein, daß *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* schattigere Standorte bevorzugen. Im Gegensatz dazu erträgt *F. dilatata* periodisches Austrocknen, weshalb sie auch exponiertere Stellen zu besiedeln vermag.

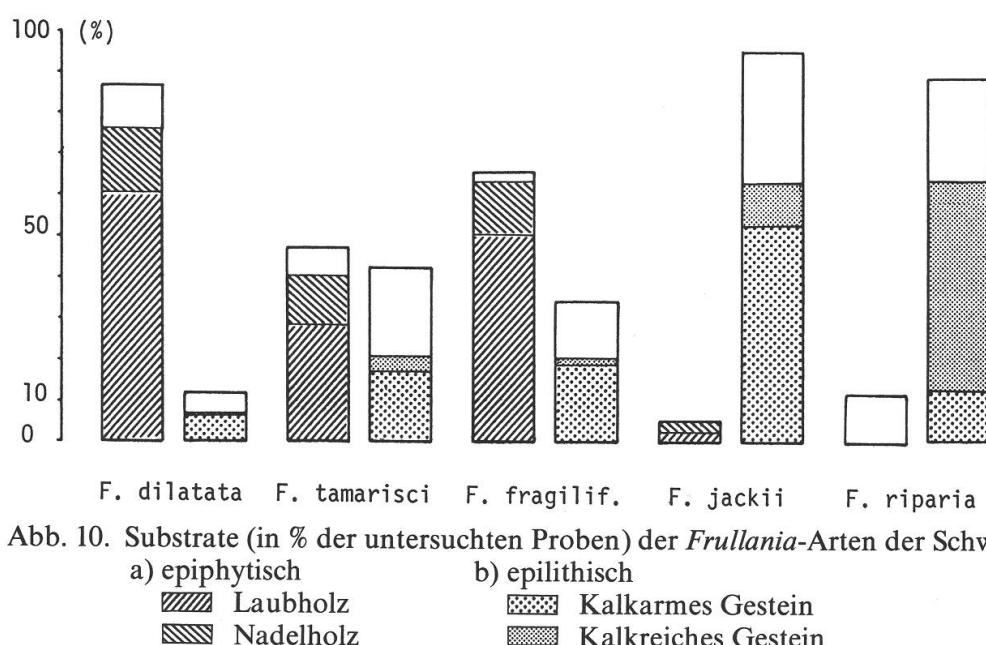
In der Literatur existieren nur wenige Angaben zu Lichtansprüchen epiphytischer Moose. Wiesner (1952) bestimmte den relativen Lichtgenuß von Fels- und Bodenmoosen, um dessen Bedeutung für die Bildung von Moosgesellschaften zu untersuchen. Dabei stellte sie 1% als tiefsten (*Bryum cyclophyllum*) und 100% als maximale Werten (*Leucodon sciuroides*) fest. Im allgemeinen liegen ihre Werte deutlich höher als die vorliegenden, was in erster Linie durch den andersartigen Standort erklärt werden kann.

Ochsner (1928) gibt für ein optimal entwickeltes *Ulotetum crispae* (epiphytische Moosgesellschaft) einen sommerlichen relativen Lichtgenuß von 2 bis 2,5% an, während der Wert im Winter zwischen 5 und 12,5% schwankt. Von dieser Gesellschaft schreibt Ochsner, daß sie Orte meide, wo sie längerer Austrocknung ausgesetzt ist. Seine Zahlen stimmen gut mit den eigenen Ergebnissen, insbesondere denen für *F. tamarisci* und *F. fragilifolia*, überein.

Der relative Lichtgenuß allein kann keine genügende Auskunft geben über die Lichtbedürfnisse der Moose. Neben der Intensität dürfte auch die Dauer der Lichteinwirkung, gerade im Zusammenhang mit den oben diskutierten Faktoren Feuchtigkeit und Temperatur, sowie die absolute Lichtmenge, von entscheidender Bedeutung sein.

3.4 Substrat

Einschließlich der eigenen Aufsammlungen waren insgesamt rund 1000 Belege mit Substratangaben versehen. Diese sind in den Tab. 4–8 und Abb. 10 zusammengefaßt, wobei zusätzlich Feldbeobachtungen mitberücksichtigt wurden: Auf Exkursionen wurden im allgemeinen alle vorhandenen Substrate der Frullanien notiert und diese in der Zusammenstellung je einmal gewertet. Dies hat eine Überbewertung der seltenen Substrate zur Folge. Obwohl diesem Verzeichnis also keine streng-quantitative Analyse zugrundeliegt, bietet es doch einen mehr oder weniger repräsentativen Überblick.



Um die Übersicht zu erleichtern, wurden die Angaben zu Laub- und Nadelholz sowie zu kalkarmen- und kalkreichen Gestein zusammengefaßt. Weiter wurde für die verschiedenen Baumgattungen die Summe ermittelt. Eine Zusammenfassung in entsprechende Klassen erfolgte in Abb. 10. In dieser stellen die weißen Flächen die Belege dar, in denen die Substratangaben „Rinde/Bäume“ bzw. „Gestein/Felsen“ nicht genauer präzisiert wurden. Aus der Darstellung ist ersichtlich, daß die Arten häufiger an Laub- denn an Nadelbäumen zu finden sind und daß sie – mit Ausnahme der *F. riparia* – kalkarme Unterlagen den kalkreichen vorziehen. Dazu ist jedoch zu bemerken, daß in vielen Fällen keine Angaben zum Kalkgehalt des Gesteins vorliegen.

3.4.1 *Frullania dilatata*

Mehr als 86% der 588 ausgewerteten *F. dilatata*-Proben stammen von Borke. Dabei werden Laubhölzer (70,2%) dem Nadelholz (6,5%) eindeutig vorgezogen. Am häufigsten wächst die Art an Buche und Esche, dann werden Ahorne – meist Berg-Ahorne – Eichen, Linden und Erlen als Substrat gewählt. Auch an Kastanien, Pappeln, Weiden und Ulmen ist sie gelegentlich anzutreffen, während weitere Laubbäume nur in Einzelfällen von ihr besiedelt werden. Von den Nadelbäumen wird nur die Weißanne öfter und ab und zu die Fichte als Träger angegeben.

Tab. 4. Substrat von *Frullania dilatata*

	Anzahl Funde	% Funde
Total	588	100
Epiphytisch	510	86,7
Laubholz	413	70,2
Ohne Angaben	59	10,0
<i>Acer (campestre 5, platanoides 6, pseudoplatanus 47)</i>	66	11,2
<i>Aesculus hippocastanum</i>	1	0,2
<i>Alnus (glutinosa 6, incana 11)</i>	22	3,7
<i>Betula pendula</i>	4	0,7
<i>Castanea sativa</i>	16	2,7
<i>Carpinus betulus</i>	1	0,2
<i>Celtis australis</i>	1	0,2
<i>Corylus avellana</i>	2	0,3
<i>Crataegus sp.</i>	1	0,2
<i>Fagus sylvatica</i>	88	15
<i>Fraxinus excelsior</i>	81	13,8
<i>Juglans regia</i>	8	1,4
<i>Magnolia grandiflora</i>	1	0,2
<i>Populus (alba 2, nigra 3, tremula 1)</i>	16	2,7
Obstbäume (<i>Pyrus communis 2, malus 4</i>)	7	1,2
<i>Quercus (ilex 1, petraea 9, pubescens 6, robur 3)</i>	33	5,6
<i>Robina pseudacacia</i>	1	0,2
<i>Salix (alba 2, caprea 2, elaeagnos 1)</i>	13	2,2
<i>Sambucus nigra</i>	1	0,2
<i>Sorbus (aria 2, aucuparia 3)</i>	5	0,9
<i>Tilia (cordata 5, platyphyllo 8)</i>	24	4,1
<i>Ulmus (glabra 4)</i>	13	2,2
<i>Viburnum opulus</i>	1	0,2
Nadelholz	38	6,5
<i>Abies alba</i>	26	4,4
<i>Cupressus sempervirens</i>	3	0,5
<i>Larix decidua</i>	2	0,3
<i>Picea abies</i>	7	1,2
Epilithisch	71	12,1
Kalkarmes Gestein	41	7,0
Ohne Angaben	18	3,1
Granit	9	1,5
Gneis	12	2,0
Sernifit	2	0,3
Kalkgestein	2	0,3
Erratische Blöcke	9	1,5
Dolomit	1	0,2
Molassfelsen	1	0,2
Sandstein	1	0,2
Schiefer	1	0,2
Übrige Substrate	7	1,2
Auf Erde/Humus	5	0,9
Auf/zwischen Moosen	2	0,3

Die epilithischen *F. dilatata*-Belege (12%) stammen in über der Hälfte von kalkarmem Gestein. Nur zweimal wurde sie auf Kalkfelsen gefunden.

In seltenen Fällen schließlich werden als Unterlage „Boden“ bzw. „Erde“ oder „Moose“ angegeben.

3.4.2 *Frullania tamarisci*

Im Gegensatz zu *F. dilatata* erscheint *F. tamarisci* an Felsen (42,5%) fast ebenso häufig wie auf Rinde (47,3%). Auch hier überwiegen die kalkarmen Gesteine als Unterlage. In der Südschweiz, vor allem im Tessin, ist die Art an Gneisfelsen recht verbreitet.

Tab. 5. Substrat von *Frullania tamarisci*

	Anzahl Funde	% Funde
Total	273	100
Epiphytisch	129	47,3
Laubholz	78	28,6
Ohne Angaben	1	0,4
<i>Acer (pseudoplatanus)</i> 13	15	4,4
<i>Alnus (glutinosa 1, incana 3)</i>	5	1,8
<i>Castanea sativa</i>	3	1,1
<i>Corylus avellana</i> (Wurzel)	1	0,4
<i>Fagus sylvatica</i>	34	12,5
<i>Fraxinus excelsior</i>	9	3,3
<i>Populus alba</i>	1	0,4
<i>Quercus (petraea 1, robur 1)</i>	7	2,6
<i>Salix</i> sp.	1	0,4
<i>Ulmus glabra</i>	1	0,4
Nadelholz	32	11,7
<i>Abies alba</i>	25	9,2
<i>Picea abies</i>	5	1,8
<i>Pinus sylvestris</i>	2	0,7
Epilithisch	116	42,5
Kalkarmes Gestein	50	18,3
Ohne Angaben	18	6,6
Gneis	17	6,2
Granit	11	4,0
Quarzit	1	0,4
Sernifit	3	1,1
Kalkgestein	10	3,7
Erratische Blöcke	11	4,0
Molassefels	1	0,4
Sandstein	3	1,1
Schiefer	1	0,4
Übrige Substrate	28	10,3
Auf Erde/Humus (Waldboden 1, Blaugrashalde 1)	15	5,5
Auf Moosen (<i>Neckera 1, Polytrichum 1</i>)	5	1,8
Faulholz/Strunk	8	2,9

Nur wenige Male wurde sie hier epiphytisch an Kastanie gefunden. Nördlich der Alpen bevorzugt auch sie Rinde als Substrat, in erster Linie Buche und Weißtanne, seltener Bergahorn, Esche und Eiche. Daneben kommt sie auch etwa an Kalkfelsen vor. Öfter als *F. dilatata* ist sie am Boden anzutreffen (5,5%), und gelegentlich gedeiht sie auch an Strünken.

3.4.3 *Frullania fragilifolia*

In knapp zwei Dritteln der untersuchten Proben wird *F. fragilifolia* an Borke nachgewiesen. An erster Stelle steht Bergahorn (25%), gefolgt von Buche und Weißtanne. Nur selten wächst sie an Eichen, Weiden, Erlen und Fichten. Die felsigen Unterlagen sind auch bei dieser Art vorzugsweise kalkarm. Kalkstein wird nur einmal als Substrat angegeben.

Tab. 6. Substrat von *Frullania fragilifolia*

	Anzahl Funde	% Funde
Total	79	100
Epiphytisch	52	65,8
Laubholz	40	50,6
Ohne Angaben	1	1,3
<i>Acer pseudoplatanus</i>	20	25,3
<i>Alnus incana</i>	1	1,3
<i>Fagus sylvatica</i>	13	16,5
<i>Quercus robur</i>	3	3,8
<i>Salix</i> sp.	2	2,5
Nadelholz	10	12,7
<i>Abies alba</i>	9	11,4
<i>Picea abies</i>	1	1,3
Epilithisch	27	34,2
Kalkarmes Gestein	15	18,9
Ohne Angaben	7	8,7
Gneis	6	7,6
Granit	2	2,5
Kalkstein	1	1,3
Erratische Blöcke	9	11,4

3.4.4 *Frullania jackii*

Mit Ausnahme von zwei Funden an Ahorn und Fichte wird *F. jackii* ausschließlich epilithisch beobachtet. Wiederum wird auch von dieser Art kalkamer Untergrund bevorzugt. Philippi (1970) beschreibt ihre Substrate als kalkarm, aber basenreich, was mit den eigenen Beobachtungen der Begleitflora übereinstimmt. Die vier Funde von Kalkfelsen liegen alle vor 1950. Die eine Lokalität wurde im Laufe dieser Arbeit aufgesucht, ohne daß dabei die Art wieder aufgefunden werden konnte.

Tab. 7. Substrat von *Frullania jackii*

	Anzahl Funde	% Funde
Total	38	100
Epiphytisch	2	5,3
<i>Acer</i> sp.	1	2,6
<i>Picea abies</i>	1	2,6
Epilithisch	36	94,7
Kalkarmes Gestein	20	52,6
Ohne Angaben	4	10,5
Gneis	5	13,2
Granit	10	26,3
Quarzit	1	2,6
Kalkgestein	4	10,5
Erratische Blöcke	1	2,6
Sandstein	3	7,9

3.4.5 *Frullania riparia*

Die wenigen *F. riparia*-Belege aus der Schweiz wurden fast ausschließlich von Gesteinsuntergrund gesammelt: Vier Aufsammlungen stammen von Kalkfelsen, einmal werden „Silikatblöcke“ als Unterlage genannt, zweimal wird als Substrat „Felsen“ und ein einziges Mal „Rinde“ angegeben. Jedoch erwähnt auch Müller (1951–58) ihr epiphytisches Vorkommen.

Tab. 8. Substrat von *Frullania riparia*

	Anzahl Funde
Total	8
Epiphytisch	1
Epilithisch	7
Kalkarmes Gestein	1
Kalkgestein	3

3.4.6 *Frullania inflata*

Das Substrat des einzigen bis anhin bekannten Vorkommens von *F. inflata* in der Schweiz ist Silikatfels.

3.4.7 Substrat der epiphytischen *Frullania*-Arten vor und nach 1950

Ein Vergleich der Substrate vor und nach 1950 ergibt eine Verschiebung zugunsten des Laubholzes. Besonders häufig wird nach 1950 Bergahorn als Trägerbaum notiert,

der bis dahin für *F. dilatata* lediglich viermal, für *F. fragilifolia* einmal und für *F. tamarisci* überhaupt nie angegeben wurde.

Tab. 9. Verteilung von *Frullania dilatata*, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* auf Laub- und Nadelholz (in % der als epiphytisch angegebenen Proben) vor (a) und nach (b) 1950

	<i>F. dilatata</i>		<i>F. tamarisci</i>		<i>F. fragilifolia</i>	
	a	b	a	b	a	b
Laubholz	65,8	90,7	34	77,2	28,6	94,7
Nadelholz	10,1	5,8	32	20,3	57,1	5,3

3.4.8 Diskussion

In der Auswertung wurde die absolute Häufigkeit der vorhandenen potentiellen Substrate nicht berücksichtigt. So ist beispielsweise die Buche in weiten Teilen der Schweiz die häufigste Baumart. Aus dieser Untersuchung geht sie auch als häufigstes epiphytisches Substrat von *F. dilatata* und *F. tamarisci* hervor. Mit den vorliegenden Daten kann nicht entschieden werden, ob sie tatsächlich die ideale Unterlage darstellt, oder ob nur einzelne Bäume die Substratansprüche der *Frullania* erfüllen. Dazu müßten auch die verschiedenen Baum- und Gesteinsarten ohne *Frullania*-Bewuchs in einem bestimmten Gebiet erfaßt und in Beziehung gesetzt werden zu den entsprechenden, auf denen *Frullania* gedeiht.

Aus Kapitel 3.4.1 ist ersichtlich, daß *Frullania dilatata* sowohl Borken mit eher saurer (Nadelholz, Buche, Eiche) wie auch solche mit neutraler bis schwach saurer Reaktion (Ahorn, Esche, Linde) besiedelt, während sie auf Felsen saure Substrate vorzieht. Ein Vergleich der vorliegenden Angaben mit jenen aus Deutschland (Nordhorn-Richter 1981) zeigt recht große Übereinstimmung. Verschiebungen ergeben sich bei den verschiedenen Baumarten. Zwar wird auch dort die Buche am häufigsten genannt, sie wird jedoch von Eiche, Ahorn und erst an dritter Stelle von der Esche gefolgt. Ulme, Linde, Walnuß und Nadelbäume werden nur selten als Substrat festgestellt. *F. dilatata* zeigt also keine strenge Bindung an den Untergrund.

Auch *Frullania tamarisci* gedeiht an Rinden mit verschiedenen pH-Werten, wie Nordhorn-Richter (1981) für Deutschland ebenfalls feststellte. Unterschiede zwischen den beiden Untersuchungsgebieten liegen in Bezug auf die Felsvorkommen vor: In Deutschland wächst die Art häufig an Kalkstein. Weiter tritt sie dort nur in wenigen Bundesländern an Tanne und Fichte auf, sie ist durchschnittlich viel seltener an Nadelbäumen zu finden als in der Schweiz. Auch *F. tamarisci* zeigt also eine recht breite Substrat-Amplitude.

Die Ergebnisse der Untersuchungen Nordhorn-Richters (1981) zur Substratwahl von *Frullania jackii* entsprechen im wesentlichen den vorliegenden.

Frullania fragilifolia wird in Deutschland wesentlich häufiger (87%) epiphytisch gefunden, und zwar bevorzugt an Nadelholz (Nordhorn-Richter 1981). Überhaupt scheint sie dort Substrate mit saurem Charakter vorzuziehen. Dies steht im Gegensatz zu den eigenen Ergebnissen, wo Berg-Ahorn mit relativ neutraler Borke als häufigstes

epiphytisches Substrat auftritt. Das Bild dürfte etwas verfälscht sein, da im „Chuchigraben“ bei Solothurn (dem Gebiet, wo die ökologischen Messungen durchgeführt und auch viele Proben gesammelt wurden, vgl. Kap. 3.1) *F. fragilifolia* fast ausschließlich an dieser Baumart gedeiht. So weist die Borke unter *F. fragilifolia* auch in den eigenen Untersuchungen (Kap. 3.2.3) einen tieferen pH-Wert auf als unter *F. tamarisci* und im besonderen unter *F. dilatata*.

Die Belege der *F. fragilifolia* von Nadelbäumen stammen fast alle aus der Zeit vor 1950, was sowohl für schweizerische (8 von insgesamt 10 Angaben zu Nadelholz) wie für deutsche Verhältnisse zutrifft. Anderseits liegen aus der Schweiz vor diesem Zeitpunkt nur vier (von total 40 epiphytischen) Angaben von Laubholz vor. Wie aus Tab. 9 hervorgeht, konnte diese Tendenz in jüngerer Zeit für alle Arten beobachtet werden. Inwiefern dabei Umweltveränderungen eine Rolle spielen, kann aus den vorliegenden Daten nicht entschieden werden. Denkbar wäre eine Herabsetzung des Borken-pH's durch saure Niederschläge. Dadurch könnte auf der von Natur aus sauren Nadelholz-Borke ein Milieu entstehen, das die Besiedelung durch *Frullania* – und wahrscheinlich auch durch andere epiphytische Moose – verhindert. Eine Ausdehnung der Untersuchung auf weitere Arten, verbunden mit pH-Messungen, dürfte in dieser Frage Klärung bringen.

Vorliegende Untersuchungen entstanden als Teil einer Diplomarbeit am Systematisch-Geobotanischen Institut der Universität Bern in der Abteilung für Kryptogamenbotanik unter Leitung von Dr. K. Ammann. Ich danke ihm, Frau Dr. P. Geissler (Genf) und Herrn Dr. E. Urmi (Zürich) für die Unterstützung der Arbeit. Dank gebührt auch Herrn Dr. R. Grolle (Jena) für seine wertvollen Diskussionsbeiträge und die Verifizierung der *F. inflata*-Probe. Weitere Bestimmungen und Verifikationen verdanke ich den Herren Dr. G. Philippi (Karlsruhe) und Dr. J.-P. Frahm (Duisburg). Für die Hilfe bei der englischen Zusammenfassung danke ich Frau Dr. K. Urmi. Mein Dank richtet sich auch an die Konservatoren der verschiedenen Herbarien (vgl. Kap. 2.1) für die Ausleihe von Herbarmaterial. Danken möchte ich schließlich den Mitgliedern der SVBL (Schweizerische Vereinigung für Bryologie und Lichenologie) und den zahlreichen privaten Sammlern, die mir in zuvorkommender Weise ihre Belege für die Kartierung zur Verfügung stellten.

Zusammenfassung

Die Lebermoosgattung *Frullania* ist in der Schweiz durch die Arten *F. dilatata* (L.) Dum., *F. tamarisci* (L.) Dum., *F. fragilifolia* (Tayl.) Gott. et al., *F. jackii* Gott., *F. riparia* Lehm. und *F. inflata* Gott. vertreten. Anhand von Herbarmaterial und von Feldbeobachtungen wurde ihre Verbreitung studiert und in Form von Punktkarten dargestellt. Dabei interessierte im speziellen, ob eine zeitliche Veränderung in der Häufigkeit des Vorkommens vorliegt, weshalb zwischen Funden vor und nach 1950 unterschieden wurde.

Während *F. dilatata* nach wie vor in der ganzen Schweiz verbreitet ist, zeichnet sich für *F. tamarisci* vorwiegend infolge Verlustes geeigneter Standorte ein Rückgang ab. Beide kommen vom Tiefland bis ins Hochgebirge vor. Die übrigen Arten sind wesentlich seltener anzutreffen: *F. fragilifolia* zeigt ein diffuses Verbreitungsbild über das gesamte Untersuchungsgebiet, ist aber im wesentlichen auf die montane Stufe beschränkt. Fast alle Fundorte von *F. jackii* liegen in den Alpen und keiner unter 500 m. *F. riparia* ist nur von wenigen Stellen im südlichen Tessin bekannt, und *F. inflata* wurde kürzlich zum ersten Mal für das Gebiet der Schweiz nachgewiesen. Wegen der geringen Anzahl früherer Belege kann eine Veränderung der Häufigkeit der vier letztgenannten Arten nicht beurteilt werden.

Zur ökologischen Kennzeichnung der Arten *F. dilatata*, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* wurden die Azidität des Substrats und der relative Lichtgenuss (RL) an epiphytischen Standorten in einem beschränkten Untersuchungsgebiet bestimmt. Das Substrat unter *F. dilatata* weist im Mittel einen höheren pH-Wert (5,9) auf als unter *F. tamarisci* (5,3) und *F. fragilifolia* (5,4). Der durchschnittliche RL, zu verschiedenen Tages- und Jahreszeiten ermittelt, ist für *F. dilatata* stets am größten. Die Sommerwerte von *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* liegen nahe beisammen, während der Winterdurchschnitt der ersten deutlich höher ist und sich dem von *F. dilatata* nähert. Der größte Teil der Werte liegt für alle Arten zu jeder Meßzeit unter 10% RL.

Aus den Untersuchungen zur Substratwahl stellt sich heraus, daß *F. dilatata*, *F. tamarisci* und *F. fragilifolia* vorzugsweise epiphytisch wachsen. *F. jackii* zieht kalkarmes Gestein als Unterlage vor, während die wenigen Belege von *F. riparia* zum größten Teil von Kalkfelsen stammen.

Literaturverzeichnis

- Albrecht-Rohner H. 1972. Zürcher Lebermoosflora. 4.Teil. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 117: 249–292.
- Barkman J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen. 616 pp.
- Bates J. W. & D. H. Brown 1981. Epiphyte differentiation between *Quercus petraea* and *Fraxinus excelsior*-trees in maritime area of SW-England. Vegetatio 48: 61–70.
- Bisang I. 1986. Zur Vergesellschaftung von *Frullania dilatata*, *F. tamarisci*, *F. fragilifolia* und *F. jackii* in der Schweiz. Herzogia 8. In Vorbereitung.
- Borer F. 1982. Forstliche Standortskartierung. Forstamt der Bürgergemeinde Solothurn. Unpubl.
- Düll R. 1980. Die Moose des Rheinlandes (Nordrhein-Westfalen, Bundesrepublik Deutschland). Decheniana, Beih. 24. Bonn. 365 pp.
- Düll R. & F. Koppe 1978. „Rote Liste“ der Moose (Bryophyta) Nordrhein-Westfalens. Decheniana 131: 61–68.
- Du Rietz G. E. 1944. Om fattigbark- och rikbarksamhällen. Svensk. Bot. Tidskr. 39: 147–150.
- Fabieszewsky J. 1968. Porosty Snieznika kłodzkiego i gor Bialskiego. (Les lichens du Massif Snieznik et des Montagnes dans les Sudètes Orientales). Monogr. Bot. Warsaw 26: 1–116.
- Fischer L. 1858. Verzeichnis der in Berns Umgebung vorkommenden kryptogamischen Pflanzen. Mitt. bernische Naturf. Ges. 1858. 29 pp.
- Fischer R. v. 1974. Der Klimacharakter Solothurns. Forstamt der Bürgergemeinde Solothurns. Unpubl.
- Gilbert O. L. 1965. Lichens as indicators of air pollution in the Tyne Valley. In: Ecology and the Industrial Society: 35–47. (5th Symp. British Ecological Soc.).
- Grolle R. 1970. Zur Kenntnis der Frullanien in Europa und Makaronesien. Wiss. Zeitschr. Friedr. Schiller Univ. Jena, math.-nat. Reihe, 19: 307–319.
- Hale M. E. 1955. Phytosociology of corticolous cryptogams in the Upland Forests of southern Wisconsin. Ecology 36: 45–63.
- Hattori S. 1972. *Frullania tamarisci*-complex and the species concept. J. Hattori Bot. Lab. 35: 203–251.
- Hübschmann A. v. 1982. Über Verbreitung und Häufigkeitsgrad der Laub- und Lebermoose im Nordwestdeutschen Tiefland. Tuexenia 2: 3–11.
- Holmgren P. K. 1974. Index Herbariorum. 6. Auflage. Regnum vegetabile 92. 397 pp.
- Kershaw K. A. 1964. Preliminary observations on the distribution and the ecology of epiphytic lichens in Wales. The Lichenologist 2: 263–276.
- Margot J. 1965. Evolution de la végétation épiphytique du peuplier en relation avec l'âge et les modifications de l'écorce. Mém. Acad. Roy. Sci. Belgique, C. Sci. (8°), 36: 1–82.
- Meylan C. 1924. Les Hépatiques de la Suisse. Beiträge Kryptogamenflora der Schweiz VI. 318 pp.

- Müller K. 1938. Über einige bemerkenswerte Moosassoziationen am Feldberg im Schwarzwald. *Annal. Bryol.* 11: 94–105.
- Müller K. 1951–1958. Die Lebermoose Europas. In: Rabenhorsts Kryptogamenflora VI. Leipzig. 2 Teilbde.
- Nordhorn-Richter G. 1981. Verbreitungskarten von Moosen in Deutschland. Die Gattung *Frullania* Raddi. *Herzogia* 5: 547–583.
- Ochsner F. 1928. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. *Jahrbuch St. Gall. Naturw. Ges.* 63. 108 pp.
- Philippi G. 1970. Zur Verbreitung und Soziologie von *Frullania jackii* Gott. im Schwarzwald und in den Vogesen. *Herzogia* 1: 453–458.
- 1972. Zur Verbreitung basi- und neutrophiler Moose im Schwarzwald. *Mitt. bad. Landesver. Naturk. u. Naturschutz* 10: 729–754.
- Richards P. W. 1932. Ecology. In: Verdoorn F. (Hrsg.): *Manual of Bryology*: 367–395. Nijhoff. The Hague.
- Sjögren E. 1961. Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland. *Acta Phytogeogr. Suec.* 44. 149 pp.
- Skye E. 1968. Lichens and air pollution. *Acta Phytogeogr. Suec.* 52. 126 pp.
- Vareschi V. 1936. Die Epiphytenvegetation von Zürich. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 46: 45–488.
- Waldheim S. 1944. Moosvegetation i Dalby-söderskog Nationalpark. *Kungl. Sv. Vetensk. Akad. Avhandl. Natturskyddsär* 4: 1–142.
- Wiesner G. 1952. Die Bedeutung der Lichtintensität für die Bildung von Moosgesellschaften. *Öster. akad. Sitzungsberichte, Math.-nat.* 1, 161: 559–583.
- Wiesner J. 1907. Der Lichtgenuss der Pflanzen. Leipzig. 322 pp.
- Wirth V. 1976. Der Mensch verändert die Sporenpflanzenflora. *Stuttgarter Beitr. zur Naturk., Serie C*, 5: 29–39.
- Züst S. 1977. Die Epiphytenvegetation im Raume Zürich als Indikator der Umweltbelastung. *Veröff. Geobot. Inst. ETH Zürich* 62. 133 pp.