

Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Acaulon triquetrum* (Bryopsida, Pottiaceae)

Matthias AHRENS

Zusammenfassung: AHRENS, M. 2003. Untersuchungen zum Lebenszyklus von *Acaulon triquetrum* (Bryopsida, Pottiaceae). – Herzogia 16: 239–274.

In einem Trockenrasen im Kraichgau (Südwestdeutschland) wurden über einen Zeitraum von vier Jahren alle 2–4 Wochen Proben der kurzlebigen Laubmoosart *Acaulon triquetrum* (Spruce) Müll.Hal. (Pottiaceae) gesammelt, um die Morphologie und Phänologie des Protonemas und der Rhizoide, die Entwicklung der Sprosse und die Phänologie der Gametangien und Sporophyten zu untersuchen. Die Phase der Entwicklung und des Wachstums der Sprosse reicht vom Frühjahr bis zum Spätherbst, wobei die Hauptphase in den feuchten, kühlen Herbstmonaten (Oktober – Dezember) liegt. In den trockenen, warmen Perioden im Frühjahr und Sommer kommen die Pflanzen im Gebiet nur vereinzelt vor, wobei die weiblichen Sprosse klein und nicht voll entwickelt sind. Bereits im Herbst finden sich abgestorbene männliche Sprosse und im Winter beginnen die weiblichen Sprosse abzusterben. Im folgenden Frühjahr zersetzen sich die Pflanzen. Die Anlage und Entwicklung der Gametangien erfolgt zwischen Frühjahr und Spätherbst, hauptsächlich von Oktober bis Dezember. Alle Gametangien entwickeln sich sehr rasch und die Befruchtung findet im Herbst (Oktober – Dezember) statt. Die Wachstumsphase der Sporenkapseln reicht von Oktober/November bis Januar/Februar. Im Mai oder April öffnen sich die cleistocarpes Sporenkapseln. In den obersten Schichten des von *A. triquetrum* besiedelten Substrats verlaufen kräftige, verzweigte Rhizoide. Diese entwickeln an der Substratoberfläche Seitenäste, an denen sich stark verzweigte, bäumchenartige bis handförmige, aus dem Substrat herausragende Chloronema-Filamente und Knospen bilden. Aus den Knospen entwickeln sich Jungpflanzen. Die photosynthetisch aktiven Chloronema-Filamente kommen auch im Sommer reichlich vor, sind kurzlebig und sterben zwischen Dezember und Februar ab. Dagegen überdauern die unterirdischen Rhizoidfäden und können im Frühjahr erneut Chloronemata und Knospen bilden.

Die Untersuchung von Dauerflächen über 4–6 Jahre zeigt, dass *A. triquetrum* offene Lössflächen an kleinflächigen Tierbauten an Böschungen besiedelt. Diese Wuchsorte wachsen rasch mit Kormophyten zu, entstehen aber stets neu durch Grabungsaktivitäten von Kleinsäufern. Die Pflanzen können sich bereits wenige Monate nach der Entstehung der Offenflächen entwickeln.

An den überdauernden Rhizoiden können sich Knospen und daraus Sprosse bilden, so dass die Offenflächen häufig von zwei aufeinander folgenden *A. triquetrum*-Generationen besiedelt werden. Eine Keimung der von der ersten Generation erzeugten Sporen konnte in dieser Zeit im Gelände nicht festgestellt werden. *A. triquetrum* gehört daher zu den paucienen Arten. Das Moos lässt sich der Lebensstrategie-Kategorie der „annual shuttle“-Arten (Einjährige Pendler) zuordnen.

Abstract: AHRENS, M. 2003. The phenology and life history of *Acaulon triquetrum* (Bryopsida, Pottiaceae). – Herzogia 16: 239–274.

A population of the short-lived moss *Acaulon triquetrum* (Spruce) Müll.Hal. (Pottiaceae) growing in a calcareous grassland in the Kraichgau district (Southwest Germany) was sampled every 2–4 weeks for a period of four years. The morphology and phenology of the protonemata and rhizoids, the development of the shoots and the phenology of the gametangia and sporophytes were studied. Production and growth of the shoots occurred from spring through late fall, but the vast majority of the plants appeared and grew over the cooler, wetter months (October–December). During the dry, warm periods in spring and summer the frequency of the plants was low and the female shoots were small. Dead male shoots occurred for the first time in autumn, and the female shoots began to die during winter. The plants decayed in the following spring. Gametangial initiation and development took place from spring through late autumn. The vast majority of the gametangia were initiated and matured from October to December. The gametangial development was very rapid. Fertilization occurred from October to December. Growth of the sporophytes took place from October/November through January/February. Rupture of the cleistocarpous capsules occurred in May or April. In the uppermost layers of the substrate colonized by *A. triquetrum* broad ramified rhizoids occur. At the

substrate surface the side branches of the main rhizoidal axes produce highly branched dendroid or palmate chloronemal filaments projecting from the substrate and buds, which develop into young shoots. During summer the assimilatory chloronemal filaments are frequent as well. The above-ground chloronemal system is short-lived and dies off during winter (December – February). In contrast, the subterranean rhizoid system persists and can produce new chloronemata and gametophores in the following spring.

The study of permanent plots during four, five or six years indicate that *A. triquetrum* colonize bare surfaces of loess created by burrowing small mammals. These habitats are small and rapidly overgrown by spermatophytes but they reappear within a short period in the neighbourhood or the same place. Frequently, the shoots appear a few months after the formation of the habitats. The persistent rhizoid system can produce new buds, which develop into young shoots and the bare surfaces of loess are frequently colonized by two successive generations. In the field no germination of spores produced by the plants of the first generation was observed during this period. Consequently, *A. triquetrum* has a paucennial gametophyte. The species belongs to the annual shuttle life history strategy type.

Key words: Phenology, life history, protonema, chloronema, rhizoids, life strategy, reproductive biology, population dynamics.

1. Einleitung und Fragestellung

Zahlreiche Untersuchungen belegen, dass bei Moosen saisonale, periodisch wiederkehrende Entwicklungsstadien auftreten, die eine enge Beziehung zu den Klimaverhältnissen, zur geographischen Lage und zu den Standortbedingungen aufweisen können (STARK 2002). In vielen älteren phänologischen Arbeiten finden sich Angaben zum Zeitraum der Sporenreife und zur Befruchtungsperiode, wobei meist eine größere Anzahl von Arten in einer Region untersucht wurde (ARNELL 1875, GRIMME 1903, KRIEGER 1915, LACKNER 1939, JENDRALSKI 1955, FORMAN 1965). Bei neueren Untersuchungen steht dagegen häufig eine detaillierte Darstellung der Entwicklung der Gametangien und Sporophyten einzelner Moosarten im Vordergrund (LONGTON 1972, 1988b, 1990, ZEHR 1979, STARK 1983, TAYLOR & HOLLESEN 1984), teilweise auch die Periodizität des vegetativen Wachstums der behandelten Arten (LONGTON & GREENE 1969, LONGTON 1979, STARK 1986, 1997, MILES et al. 1989, IMURA 1994). Mit der quantitativen Methode von GREENE (1960), bei der jeder Entwicklungsphase der Gametangien und Sporophyten ein Reife-Index zugeordnet wird, wurde die Phänologie vieler Moosarten untersucht (z. B. LONGTON & GREENE 1969, CLARKE & GREENE 1970 und 1971, LONGTON 1979, STARK 1986, SAGMO SOLLI et al. 1998).

Über den Lebenszyklus von Moosarten an Trockenstandorten ist bisher wenig bekannt. Daueruntersuchungen in niederländischen Grünlandgesellschaften haben gezeigt, dass hier die Frequenz der Moosarten während des Frühjahrs abnimmt und im Herbst erneut ansteigt, wobei die Biomasse der Moose im Herbst und im Frühjahr am höchsten ist (van TOOREN et al. 1987, van TOOREN et al. 1988). Bei Vertretern der Familie Pottiaceae, die an trockenen, tief gelegenen Standorten in der temperaten Zone wachsen, erfolgt die Sporenreife meist im Winter, im Frühjahr oder im Frühsommer und die Sporen werden zu Beginn der jährlichen Trockenperioden freigesetzt (ZANDER 1979). Beim Wüstenmoos *Trichostomum perligulatum* (S. Flowers) R.H.Zander finden die Reproduktionsvorgänge in den kühlen Herbst- und Wintermonaten statt, während der warme Sommer eine Ruheperiode darstellt (STARK & CASTETTER 1995). In der Wüste von New Mexico (USA) ist das vegetative Wachstum von *Tortula ruralis* (Hedw.) P.Gaertn., E.Mey. & Scherb. mit den regionalen Niederschlagsverhältnissen korreliert (MISHLER & OLIVER 1991).

Viele Moosarten an Trockenstandorten lassen sich der Lebensstrategie der kurzlebigen „annual shuttle“-Arten (sensu DURING 1979, 1992) anschließen. Es wird angenommen, dass hier die Pflanzen in Stressperioden absterben und ausschließlich (oder hauptsächlich) Sporen zurücklassen, die nach Regenfällen keimen. Bei den bisher untersuchten kurzlebigen Moosarten

erfolgt die Entwicklung der Gametophyten, Gametangien und Sporophyten sehr rasch (RAFFAELLI & GIANNERINI 1978, FURNESS & HALL 1981, UNE & TATEISHI 1996). Bereits SCHIMPER (1850) und MEUSEL (1935) haben allerdings beobachtet, dass bei den als einjährig geltenden Vertretern der Gattungen *Ephemerum* Hampe und *Phascum* Hedw. kräftige, unterirdische Rhizoide vorkommen. Sie überdauern nach dem Absterben der Sprosse im Boden und bilden erneut Protonemata und junge Pflanzen. Daher können diese Arten nicht als annuell betrachtet werden. Bei vielen anderen Moosarten kommt ein ausgedehntes, langlebiges, unterirdisches Rhizoidensystem vor, das neue Sprosse, Brutkörper und Protonemata bilden kann (DUCKETT et al. 1998). Bei *Buxbaumia aphylla* Hedw., die ebenfalls als einjährig gilt, überdauert das Protonema wahrscheinlich mehrere Jahre und bildet jedes Jahr erneut Gametophyten und Sporophyten (HANCOCK & BRASSARD 1974, vergleiche auch SHAW 2000). Das Protonema kann bei Moosen die dominante Phase im Lebenszyklus darstellen oder bei einigen Arten eine Ausweichstrategie sein, wenn sich aufgrund ungünstiger Bedingungen keine beblätterten Sprosse ausbilden (DUCKETT et al. 1993, DUCKETT & LIGRONE 1994, DUCKETT & MATCHAM 1995).

Die Pflanzen von *Acaulon triquetrum* (Spruce) Müll.Hal. sind breit dreieckig knospenförmig und wachsen einzeln, in kleinen Gruppen oder herdenweise auf offener Erde (Abb. 1). Dabei erreichen die voll entwickelten weiblichen Sprosse eine Höhe von etwa 1–1,5 mm, während die wesentlich kleineren männlichen Sprosse nur rund 0,2–0,5 mm hoch sind. Der stark verkürzte Stamm trägt nur wenige Blätter. Die breit eiförmigen, hohlen, knospenförmig zusammengeschlossenen, gekielten Perichaetialblätter sind viel größer als die unteren Blätter. Sie stehen aufrecht und umschließen die eingesenkten, kugeligen, cleistocarpen, geneigten Sporenkapseln vollkommen. Die gekrümmte Seta ist äußerst kurz. Kennzeichnend sind die in eine längere, zurückgebogene Stachelspitze auslaufenden Blattrippen. Die Sprosse sind kurzlebig und sterben nach der Sporenreife ab.

A. triquetrum kommt in Europa vor allem im Süden vor. Die Wärme liebende Art ist in Mitteleuropa selten und weitgehend auf tiefegelegene Regionen beschränkt. Weitere Nachweise stammen von den Kanarischen Inseln, aus Südwestasien, aus Nordafrika, aus Nordamerika und aus Australien (DÜLL 1984, 1992). In Südwestdeutschland wächst *A. triquetrum* vor allem in den Lössgebieten am Oberrhein (AHRENS in NEBEL & PHILIPPI 2000). Das Moos besiedelt in Mitteleuropa offene Erde oder Löss an kalkreichen, lichten, trocken-warmen Standorten, etwa an Böschungen, in den Bodenlücken von Trockenrasen, auf Brachäckern und Stoppelfeldern, in Gartenbeeten und auf flachgründiger Erde an trocken-warmen Felsen.

In der vorliegenden Arbeit soll der Lebenszyklus von *A. triquetrum* im Untersuchungsgebiet detailliert beschrieben werden. Dabei werden die folgenden Fragestellungen behandelt: 1) Wie entwickeln sich die Protonemata und die Rhizoide (Morphologie, Phänologie) und welche Bedeutung haben diese Filamente für die untersuchte Population? Handelt es sich bei *A. triquetrum* um eine annuelle Art? 2) Wie verläuft die Entwicklung der männlichen und weiblichen Sprosse und der Gametangien? 3) Wie verläuft die Befruchtung und sind Selbstbefruchtungen möglich? 4) Wie entwickeln sich die Sporophyten? 5) Wie breiten sich die Sporen aus? 6) Nach welcher Zeit werden neu entstandene Substratflächen von *A. triquetrum* besiedelt und wie lange kommt das Moos an diesen Stellen vor? 7) Lässt sich das Moos der Lebensstrategie-Kategorie „annual shuttle species“ zuordnen und welche Merkmale sprechen dafür? *A. triquetrum* wurde für die Untersuchungen vor allem aus folgenden Gründen ausgewählt: Über die Phänologie und den Lebenszyklus ist bisher wenig bekannt; auch Jungpflanzen lassen sich bereits im Gelände sicher erkennen; die Art ist im Untersuchungsgebiet ziemlich häufig; taxonomische Probleme scheinen nicht vorzuliegen.

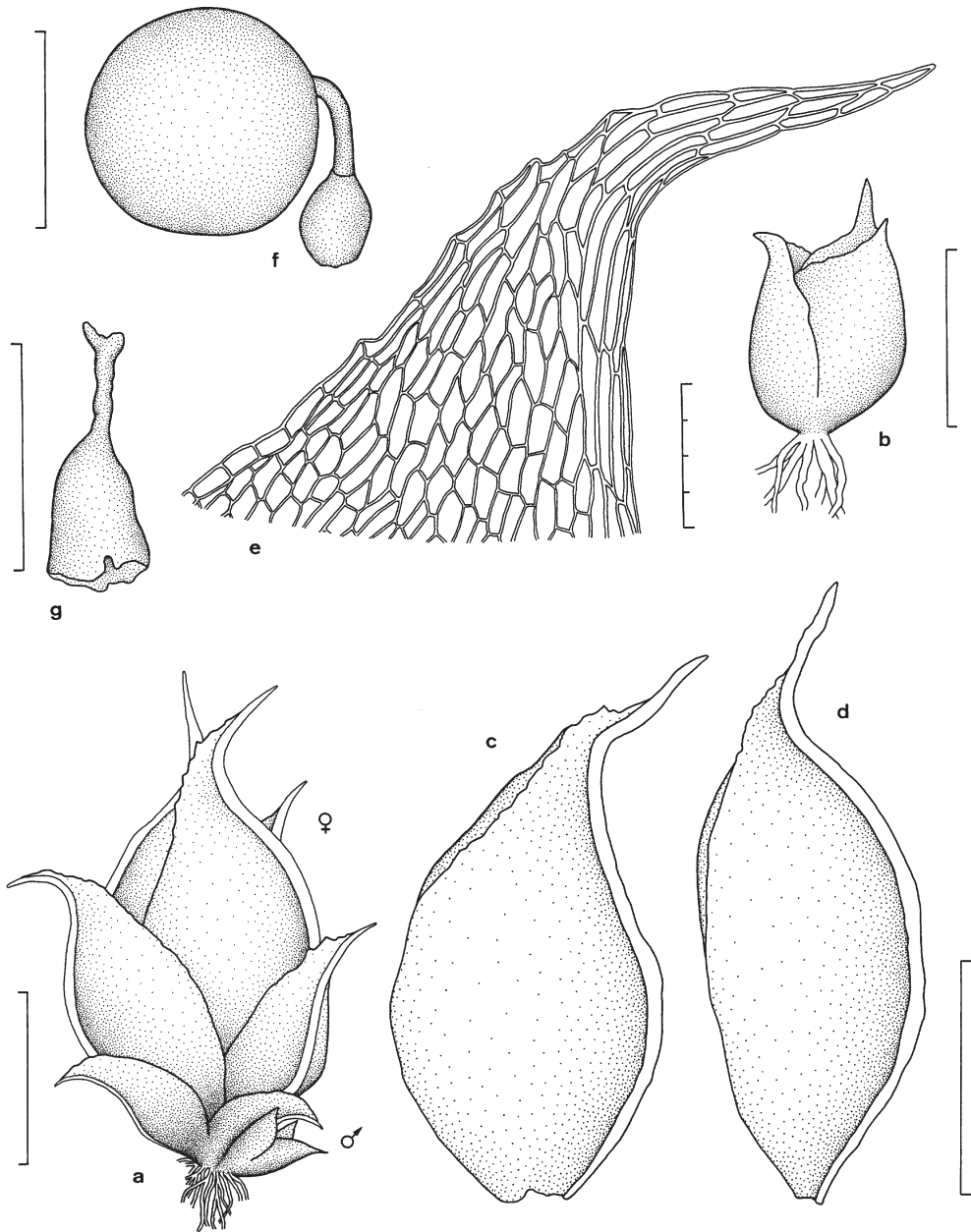


Abb. 1: *Acaulon triquetrum* (Deutschland, Baden-Württemberg, nordöstlich Zeutern, 28.02.1997, M. Ahrens). – a: Habitus einer Pflanze (weiblicher und männlicher Spross; Länge des Maßstrichs: 0,5 mm). – b: Männlicher Spross (Länge des Maßstrichs: 0,25 mm). – c, d: Perichaetialblätter (Länge des Maßstrichs: 0,5 mm). – e: Zellnetz an der Spitze eines Perichaetialblatts (Länge des Maßstrichs: 100 µm). – f: Sporophyt (Länge des Maßstrichs: 400 µm). – g: Kalyptra (Länge des Maßstrichs: 250 µm). – Alle Zeichnungen: M. Ahrens.

2. Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet liegt nordöstlich der Ortschaft Zeutern am Westrand des Kraichgaus in Baden-Württemberg (Südwestdeutschland), etwa 29 km nordöstlich Karlsruhe (Blatt 6818 der Topographischen Karte 1: 25000, Quadrant NW). Die Entfernung zum Rand der benachbarten Oberrheinebene beträgt knapp 5 km. Der geologische Untergrund besteht aus kalkreichem Löss und die Höhenlage reicht von 150 bis 170 m.

Die Jahresmittel der Lufttemperatur liegen am Westrand des Kraichgaus etwas über 10 °C. Die mittlere Januartemperatur schwankt zwischen 0 und 1 °C, das Julimittel liegt knapp über 19 °C (SCHLENKER & MÜLLER 1973, Beobachtungszeitraum 1931–1960, Trinationale Arbeitsgemeinschaft Regio-Klima-Projekt REKLIP 1995, Beobachtungszeitraum 1951–1980). Das Gebiet hat im Mittel rund 80 Frosttage (Tiefstwert der Temperatur unter 0 °C) pro Jahr (Deutscher Wetterdienst 1953). Die rund 4 km vom Untersuchungsgebiet entfernt liegende Ortschaft Östringen (170 m) weist eine mittlere Jahresniederschlagssumme von 768 mm auf (SCHLENKER & MÜLLER 1973, Beobachtungszeitraum 1931–1960). Dabei fällt durchschnittlich an 20–30 Tagen im Jahr Schnee (Deutscher Wetterdienst 1953).

Die Wetterdaten der Jahre 1994–1998 für die Wetterstation Karlsruhe wurden den Monatlichen Witterungsberichten des Deutschen Wetterdienstes (Deutscher Wetterdienst 1994–1998) entnommen (Abb. 2). Die Klimamessstation liegt etwa 29 km südwestlich des Untersuchungsgebiets in der Oberrheinebene bei einer Meereshöhe von rund 112 m.

Die Untersuchungsflächen liegen an trocken-warmen, steil süd- und südwestexponierten Hängen, die durch zahlreiche, hangparallel verlaufende Böschungen (Stufenraine) gegliedert werden und ausgedehnte Trockenrasen tragen. Das Bild der Vegetation wird meist von den Gräsern *Bromus erectus* Huds. und *Brachypodium pinnatum* (L.) P.Beauv. bestimmt. An den stark geneigten Böschungen, die eine nur lückige Kormophytenvegetation aufweisen, siedeln zahlreiche bemerkenswerte Moose. Kennzeichnend sind neben *A. triquetrum* vor allem *Phascum curvicolle* Hedw., *Pterygoneurum subsessile* (Brid.) Jur., *P. ovatum* (Hedw.) Dixon, *Funaria pulchella* H.Philib., *Fissidens bambergi* Schimp. ex Milde, *Rhynchostegium megapolitanum* (F.Weber & D.Mohr) Schimp. und *Dicranella howei* Renauld & Cardot. Die von *A. triquetrum* besiedelten Böschungen sind während der Sommermonate sehr trocken. Außerdem werden die Wuchsorte von den hohen Temperaturen und der starken Sonneneinstrahlung geprägt.

In den Untersuchungsflächen gesammelte Belege von *A. triquetrum* befinden sich in KR und im Herbar des Verfassers.

2.2 Entnahme und mikroskopische Untersuchung der Proben

Zwischen September 1994 und Juli 1998 wurden alle vier Wochen, im Frühjahr und im Herbst etwa alle zwei Wochen, zwei bis fünf kleinflächige, wenige Quadratzentimeter umfassende Lössstücke mit *A. triquetrum*-Pflanzen entnommen. Dazu wurde das Sammelgebiet mit einer starken Lupe abgesucht (Vergrößerung 28 ×). Die verschiedenen Lössstücke eines Sammeldatums ergaben eine Probe. Die Proben enthielten keine Begleitmoose oder nur einzelne Sprosse anderer Moosarten, wurden bei Raumtemperatur luftgetrocknet und innerhalb der nächsten Tage im Labor untersucht.

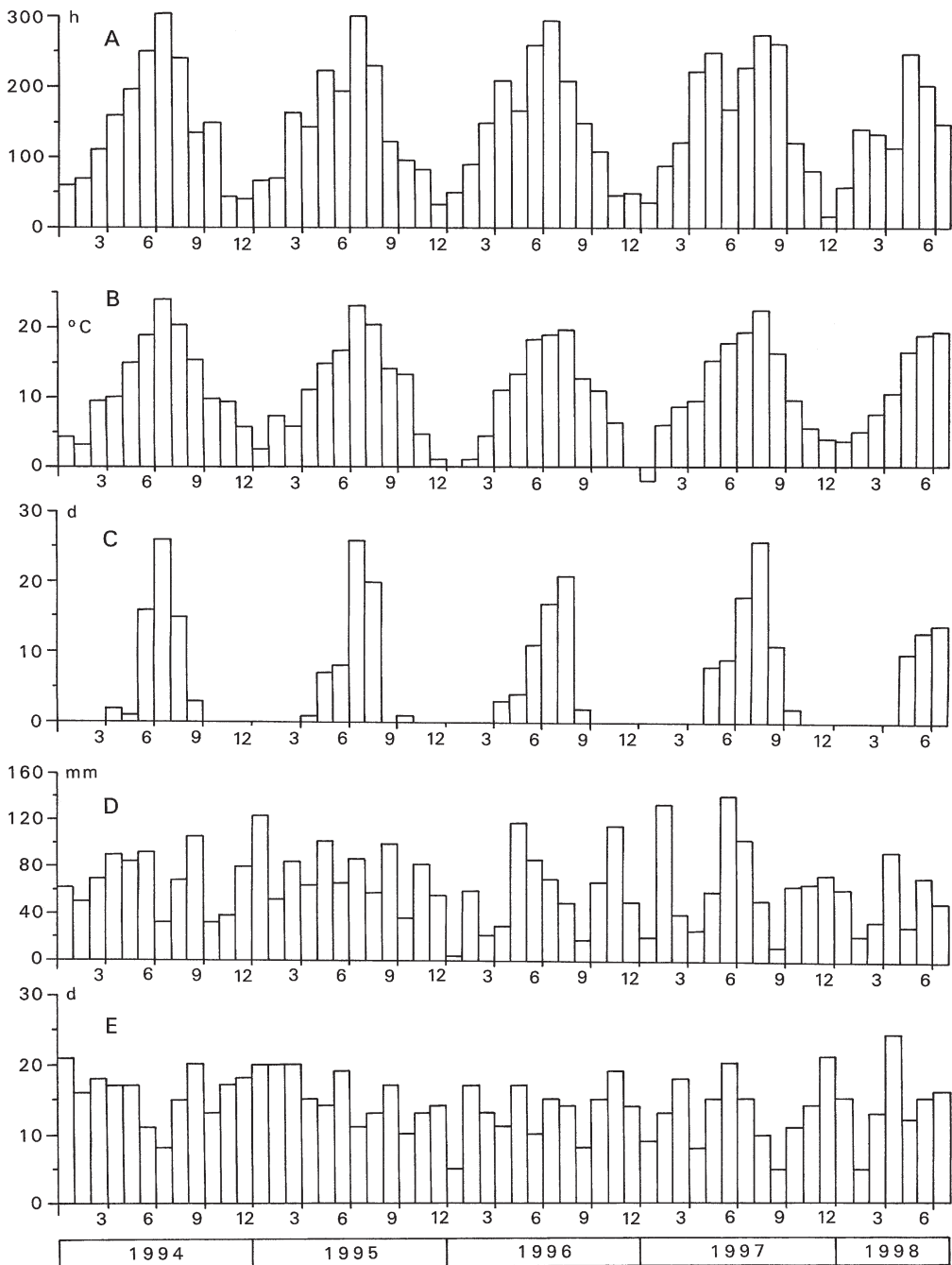


Abb. 2: Monatliche Wetterdaten der Jahre 1994–1998 für die Wetterstation Karlsruhe nach den monatlichen Witterungsberichten des Deutschen Wetterdienstes (Deutscher Wetterdienst 1994–1998). A: Sonnenscheindauer in Stunden (h). B: Mittel der Lufttemperatur (°C). C: Anzahl der Sommertage (Lufttemperatur = 25 °C). D: Niederschlags-höhe (mm). E: Anzahl der Tage mit Niederschlag (Niederschlagshöhe = 0,1 mm).

Bei der Untersuchung wurden die Pflanzen angefeuchtet. Das im Umkreis der Sprosse vorkommende Chloronema wurde an vier verschiedenen Stellen der Proben entnommen. An 100 Zellen pro Sammeldatum wurden die lebenden, grünen Zellen mit intakten Chloroplasten und die abgestorbenen, farblosen Zellen gezählt (zur Unterscheidung von Chloronemata, Caulonemata und Rhizoiden vergleiche DUCKETT et al. 1998). Die Höhe und Breite von jeweils zehn männlichen und weiblichen Sprossen wurde gemessen. Verschiedene Generationen in einer Probe (etwa Jungpflanzen und ältere Sprosse, die sich im letzten Jahr entwickelt haben) wurden getrennt erfasst. Außerdem wurde die Anzahl der Sprosse in den unterschiedlichen Entwicklungsstadien ermittelt, wobei jedem Entwicklungsstadium ein Reife-Index zugeordnet wurde (Tab. 1).

Tab. 1: Entwicklungsstadien (Phänophasen) der Sprosse, Gametangien und Sporophyten bei *Acaulon triquetrum*.

Reife-Index	Entwicklungsstadium
Männliche Sprosse	
1	Sprosse grün, häufig jedoch stellenweise gebräunt
2	Sprosse vollständig braun gefärbt, abgestorben
Weibliche Sprosse	
1	Sprosse grün, wie bei den folgenden Reifestadien 2 und 3 jedoch häufig stellenweise gebräunt; Höhe bis 0,70 mm
2	Sprosse grün; Höhe 0,71–0,90 mm
3	Sprosse grün; Höhe > 0,90 mm
4	Sprosse grün, aber bereits mit einem deutlichen hellbraunen bis gelblichbraunen Farbton; Höhe > 0,90 mm
5	Sprosse blass hellbraun bis gelblichbraun, nur stellenweise noch grün; Höhe > 0,90 mm
6	Sprosse ausgebleicht, silberweiß gefärbt, nur stellenweise noch bräunlich; Höhe > 0,90 mm
7	Sprosse ausgebleicht, silberweiß gefärbt, nur stellenweise noch bräunlich; Blätter teilweise zersetzt; Höhe (in den frühen Zersetzungsstadien) > 0,90 mm
Antheridien	
1	Antheridien grün, Kappe geschlossen; Länge des Antheridienkörpers (ohne Stiel) bis 65 µm
2	Antheridien grün, Kappe geschlossen; Länge des Antheridienkörpers > 65 µm
3	Antheridien grün, Kappe geöffnet; Länge des Antheridienkörpers > 65 µm
4	Antheridien stellenweise oder vollständig gebräunt bis farblos, Kappe geöffnet; Länge des Antheridienkörpers > 65 µm
A	Antheridien abortiert, stellenweise oder vollständig gebräunt bis farblos; Kappe geschlossen
Archegonien	
1	Archegonien grün, Kappe geschlossen; Länge (ohne Stiel) bis 100 µm
2	Archegonien grün, Kappe geschlossen; Länge > 100 µm
3	Archegonien grün, Kappe geöffnet; Länge > 100 µm
4	Archegonien stellenweise oder vollständig gebräunt, Kappe geöffnet
A	Archegonien abortiert, stellenweise oder vollständig gebräunt bis farblos; Kappe geschlossen
Sporophyten	
1	Weibliche Sprosse vorhanden, jedoch kein befruchtetes Archegonium nachgewiesen
2	Sporophyten grün; Durchmesser bis 100 µm (bei sehr frühen Entwicklungsstadien: maximale Breite des vergrößerten Bauchteils der befruchteten Archegonien)
3	Sporophyten grün; Durchmesser 101–150 µm
4	Sporophyten grün; Durchmesser 151–200 µm
5	Sporophyten grün; Durchmesser 201–250 µm
6	Sporophyten grün; Durchmesser 251–300 µm
7	Sporophyten grün; Durchmesser 301–350 µm
8	Sporophyten grün; Durchmesser > 350 µm
9	Sporenkapseln stellenweise gebräunt, aber noch stellenweise grün; Durchmesser > 350 µm
10	Sporenkapseln vollständig gebräunt; Durchmesser > 350 µm
11	Sporenkapseln vollständig gebräunt, geöffnet; Durchmesser (soweit noch messbar) > 350 µm
A	Sporophyten abortiert

Die Blätter der männlichen und weiblichen Sprosse wurden entfernt. Bei allen Antheridien wurden Länge und maximale Breite des Antheridienkörpers (ohne Stiel) gemessen. Die Länge aller Archegonien (ohne Stiel) und die maximale Breite ihres Bauchteils wurde ermittelt. In Anlehnung an GREENE (1960) wurden vier Phasen der Gametangienentwicklung (Reifestadien) unterschieden. Jedem Gametangium wurde ein Reife-Index zugeordnet (Tab. 1). Anschließend wurde für jeden untersuchten männlichen oder weiblichen Spross ein mittlerer Reife-Index für die Gametangien berechnet (arithmetisches Mittel), wobei abortierte Gametangien nicht berücksichtigt wurden. Antheridien im Reifestadium 4 und abortierte Antheridien ließen sich oft schwer unterscheiden und wurden in Zweifelsfällen bei der Berechnung der mittleren Reife-Indizes nicht berücksichtigt. Der Durchmesser der Sporophyten (falls vorhanden) wurde bestimmt. Bei sehr frühen Entwicklungsstadien der Sporophyten wurde die maximale Breite des vergrößerten Bauchteils der befruchteten Archegonien gemessen. Dann konnte jedem Sporophyten ein Reife-Index zugeordnet werden (Tab. 1), wobei abortierte Sporophyten nicht berücksichtigt wurden. Weibliche Sprosse ohne befruchtete Archegonien wurden als Reifestadium 1 behandelt.

Für jedes Sammeldatum wurde ein mittlerer Reife-Index für die männlichen und weiblichen Sprosse, für die Antheridien und Archegonien und für die Sporophyten berechnet (arithmetisches Mittel).

Die mittlere Höhe von 420 voll entwickelten männlichen Sprossen mit Antheridien in den Reifestadien 3 und 4, die an 55 Tagen zwischen 1994 und 1998 gesammelt wurden, wurde ermittelt (Anzahl der untersuchten Sprosse pro Jahr: 1994–1997: 76–117, 1998: 28). An 186 voll entwickelten weiblichen Sprossen in den Reifestadien 4, 5 oder 6, die Sporophyten aufwiesen und an 23 Tagen zwischen 1994 und 1998 gesammelt wurden, wurde ebenfalls die mittlere Höhe bestimmt (Anzahl der untersuchten Sprosse pro Jahr: 30–45).

Die Anzahl der Antheridien pro Spross (einschließlich abortierte Antheridien) wurde an 282 voll entwickelten männlichen Sprossen gezählt, die zwischen 1995 und 1997 gesammelt wurden (Anzahl der untersuchten Sprosse pro Jahr: 90–99). Die Anzahl der Archegonien pro Spross (einschließlich befruchtete und abortierte Archegonien) wurde an 155 voll entwickelten, zwischen 1995 und 1998 gesammelten weiblichen Sprossen mit Sporophyten ermittelt (Anzahl der untersuchten Sprosse pro Jahr: 36–69).

In den Sommermonaten der Jahre 1995 und 1996 wurde der Anteil der abortierten Archegonien pro Spross ermittelt, wobei junge weibliche Sprosse ohne Sporophyten (Juni–Oktober 1995: $n = 35$, Mai–Oktober 1996: $n = 66$) untersucht wurden. Die abortierten Gametangien sind im Reifestadium 1 oder 2 vor der Öffnung der Kappen abgestorben (Tab. 1). Der Anteil der abortierten Antheridien pro Spross wurde nicht bestimmt, da abortierte Antheridien und Antheridien im Reifestadium 4 oft schwer zu unterscheiden sind.

Außerdem wurde bei der Vermessung der weiblichen Sprosse ermittelt, in welcher Jahreszeit abortierte Sporophyten vorkamen. In einem frühen Entwicklungsstadium abortierte Sporenkapseln sind durchsichtig bräunlich gefärbt bis farblos und zeigen Schrumpfung und tiefe Runzeln. Bei in einem späten Entwicklungsstadium abgestorbenen Sporophyten fehlen normal ausgebildete Sporen.

Der Durchmesser der Sporen wurde bestimmt, indem zehn Sporophyten zwischen 1994 und 1998 (zwei pro Jahr) gesammelt und jeweils 20 Sporen pro Sporophyt gemessen wurden ($n = 200$).

Die Mittelwerte werden stets als arithmetische Mittel \pm Standardabweichung angegeben.

2.3 Aufnahme der Dauerflächen zur Erfassung des Besiedlungsverlaufs

Ein 24 m langer und 1,2–1,5 m hoher Abschnitt einer stark geneigten Böschung wurde in 48 Segmente mit einer Breite von 0,5 m unterteilt. In jedem Segment wurde die Anzahl der *A. triquetrum*-Pflanzen von 1995–1999 einmal jährlich in den Monaten Februar oder März ermittelt (fünf Kategorien: 0, 1–10, 11–100, 101–1000, > 1000 Pflanzen).

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

Drei weitere Dauerquadrate wurden im März 1995 geschaffen, indem an drei Stellen einer stark geneigten Böschung Löss aus den oberen Schichten (bis in eine Tiefe von 20–30 cm) entnommen, zerkleinert, sorgfältig durchmischt und nach Entfernung größerer Teile von Blütenpflanzen auf benachbarte Stellen der Böschung geschüttet wurde. Die Dauerflächen mit einer Größe von 20×20 cm lagen in der Mitte der 10–15 cm hohen, etwa 50×40 cm großen Aufschüttungen. Zwischen März 1995 und März 2001 wurden ungefähr einmal pro Monat Störungen der Substratoberfläche protokolliert und aufkommende Blütenpflanzen entfernt. Im Juli 1995 und jeweils im Februar/März der Jahre 1996–2001 wurden die Dauerflächen mittels eines Rahmens mit einer Größe von 20×20 cm und einer regelmäßigen Unterteilung in 25 Teilquadrate aufgenommen. Dabei wurde die Anzahl der *A. triquetrum*-Pflanzen pro Teilquadrat ermittelt (fünf Kategorien: 0, 1–10, 11–50, 51–100, > 100 Pflanzen) und der prozentuale Deckungswert der Art planimetrisch erfasst.

Alle Flächen wurden mit einer starken Lupe abgesucht (Vergrößerung bis 28 \times), Material wurde nicht entnommen.

3. Ergebnisse

3.1 Morphologie und Phänologie des Protonemas und der Rhizoide

In den obersten Schichten des von *A. triquetrum* besiedelten Substrats verlaufen unterirdisch wachsende, kräftige Rhizoide (Durchmesser meist 15–35 μm), die teilweise dem Grund der weiblichen Sprosse entspringen. Sie bestehen aus lang gestreckten, zylindrischen Zellen mit schräg gestellten Querwänden, die bei kräftigeren Fäden bräunlich gefärbte Zellwände besitzen. Die Zellen enthalten oft Lipidtröpfchen. Unter dem Lichtmikroskop sind keine grünen Chloroplasten sichtbar. An der Oberfläche des Substrats besitzen diese Rhizoidfäden zahlreiche dicke Seitenäste. Außerdem bilden die kräftigen Rhizoide viele dünne, zarte, sich rasch \pm unregelmäßig verzweigende Äste (Durchmesser meist 5–10 μm), die mit zunehmender Verzweigung schnell immer dünner und blasser werden (Abb. 3). Die dünnen Äste sind an der Substratoberfläche seltener als in tieferen Substratschichten. In den oberen Substratschichten bildet sich unter den *A. triquetrum*-Sprossen durch das Wachstum der Rhizoide ein Geflecht. Die weitaus meisten Rhizoide befinden sich in den obersten Substratschichten bis in eine Tiefe von etwa 2 (– 3) mm, einzelne liegen auch in tieferen Schichten (> 1 cm).



Abb. 3: Rhizoide von *Acaulon triquetrum*. A: Kräftiger Rhizoidfaden mit Seitenästen, der an der Substratoberfläche Knospen (k) und Chloronema (ch) bildet. B: Unterirdisch wachsender, kräftiger, dicker Rhizoidfaden mit Seitenästen. Die Chloronema-Zellen und die Zellen der Knospen enthalten grüne Chloroplasten (punktiert). Länge des Maßstrichs: 200 μm .

Die kräftigen Seitenäste der dicken Rhizoide bilden an der Oberfläche des Substrats kurze Chloronema-Fäden, die sich stark und unregelmäßig verzweigen und zahlreiche kurze Äste entwickeln. Dadurch entstehen bäumchenartige bis handförmige, aus dem Substrat herausragende Gebilde (Chloronema-Bäumchen, Abb. 4). Oft erscheint die Substratoberfläche aufgrund der zahlreichen Chloronema-Bäumchen grünlich gefärbt. Die Chloronema-Fäden bestehen aus kurzen, rundlich-rechteckigen bis eiförmigen oder \pm kugeligen Zellen mit farblosen, dünnen, senkrecht zur Längsachse des Protonemafadens stehenden Wänden und zahlreichen, \pm kugelig-eiförmigen Chloroplasten. Außerdem bilden die kräftigen Seitenäste der dickeren Rhizoide an der Substratoberfläche auch Knospen, aus denen sich Jungpflanzen entwickeln (Abb. 3, 4). Die Chloronema-Bäumchen und die Knospen werden ausschließlich an kurzen, kräftigen Seitenästen der dicken, kräftig entwickelten Rhizoidfäden gebildet, niemals an den langen, zarten Ästen der Rhizoide.

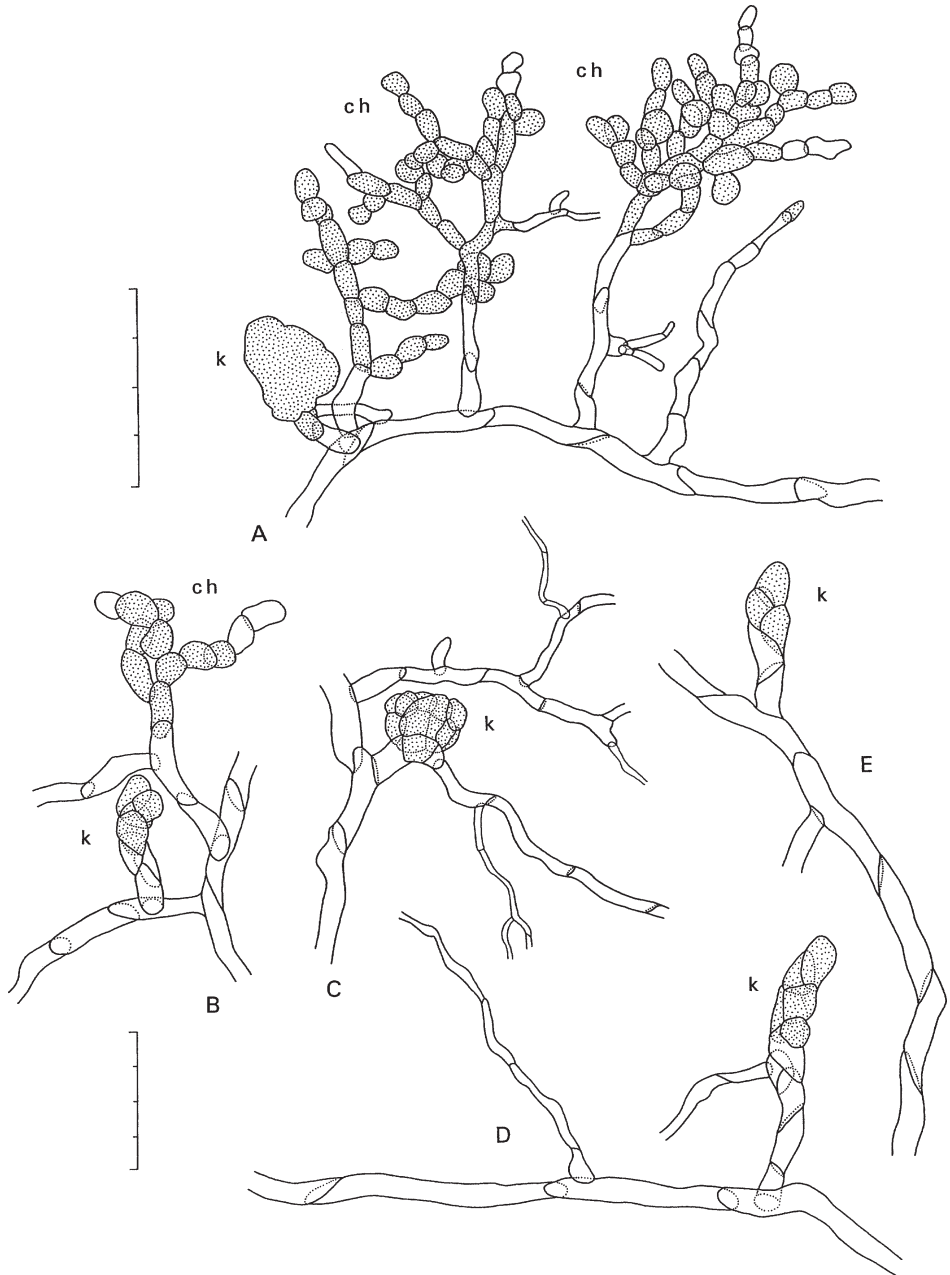


Abb. 4: Chloronema (ch), Knospen (k) und Rhizoide von *Acaulon triquetrum*. A: Kräftiger Rhizoidfaden, der an der Substratoberfläche mehrere kurze Seitenäste gebildet hat, an denen sich die bäumchenartigen, aus dem Substrat herausragenden Chloronema-Fäden und Knospen entwickelt haben. Länge des Maßstrichs: 200 µm. B–E: Kräftig entwickelte Rhizoide, die an der Oberfläche des Substrats kurze Seitenäste mit Knospen gebildet haben (B: An einem zweiten Seitenast des Rhizoids hat sich ein kurzer, verzweigter Chloronema-Faden entwickelt). Länge des Maßstrichs: 100 µm. Die Chloronema-Zellen und die Zellen der Knospen enthalten grüne Chloroplasten (punktiert).

Die kräftigen Rhizoide können sich an der Substratoberfläche auch in meist kurze Fäden mit lang gestreckten, zylindrischen Zellen, zum Teil bräunlich gefärbten Wänden und schrägen Querwänden umwandeln. Die Zellen enthalten hier jedoch wenige, schmale, lang gestreckte Chloroplasten. An kurzen Seitenästen dieser Fäden können sich ebenfalls die beschriebenen Chloronema-Bäumchen und Knospen entwickeln.

Neben den kräftigen Rhizoiden entspringen am Grund der weiblichen Sprosse zahlreiche dünne, ± hyaline, stark verzweigte Rhizoide, die weder Knospen noch Chloronema-Bäumchen bilden und deren Äste rasch immer dünner werden.

Werden unterirdisch wachsende Rhizoide entnommen und im Licht auf feuchtem Filterpapier bei Raumtemperatur am Fenster kultiviert, dann bildet ein großer Teil der Zellen der kräftigen, bräunlich gefärbten Rhizoidfäden nach wenigen Tagen lang gestreckte, schmale Chloroplasten. An Seitenästen dieser Rhizoide entwickeln sich rasch Chloronema-Fäden und nach etwa zehn Tagen Knospen, aus denen nach etwa drei Wochen Jungpflanzen entstehen. Die äußersten, dünnen und blassen Seitenäste der kräftigen Rhizoide bilden dagegen in der Kultur keine Chloronema-Fäden oder Knospen und in ihren Zellen entwickeln sich keine Chloroplasten.

Im Winter (Dezember – Februar) sterben die Chloronema-Bäumchen zusammen mit den Sprossen ab. Die unterirdischen Rhizoide überdauern dagegen in den oberen Substratschichten und im Frühjahr können die kräftigen Rhizoidfäden an der Substratoberfläche erneut Seitenäste bilden, an denen sich junge, grüne Chloronema-Bäumchen und Knospen entwickeln. Während des zeitigen Frühjahrs finden sich an der Oberfläche des Substrats häufig kräftige Rhizoidfäden, die gleichzeitig abgestorbene, farblose, alte, teilweise zersetzte und junge, grüne Chloronema-Bäumchen tragen. Die grünen Chloronema-Bäumchen kommen auch während der trockenen und heißen Sommermonate reichlich vor.

Zusammenfassend lässt sich die Entwicklung des Chloronemas von *A. triquetrum* durch zwei Phasen charakterisieren. Die erste Phase umfasst den Zeitraum zwischen den Monaten März/April und Dezember/Januar. In dieser Zeit bestehen die Chloronema-Fäden zu mehr als 50 % aus lebenden, grünen Zellen, die zahlreiche intakte Chloroplasten aufweisen. In der zweiten Phase, die von Dezember/Januar bis März/April reicht, bestehen die Zellen der bäumchenförmigen Chloronema-Fäden dagegen überwiegend (> 50 %) aus abgestorbenen und farblosen Zellen (Abb. 5A, 10 und Tab. 3–5).

Als Abweichung ist im Oktober 1995 der weitaus größte Teil der Chloronema-Zellen zusammen mit zahlreichen Sprossen abgestorben (Abb. 5A). Im November 1995 fanden sich erneut zahlreiche grüne Chloronema-Fäden im Umkreis junger Pflanzen. Ende November 1995 wurden auch im Umfeld der abgestorbenen Pflanzen stellenweise wieder grüne Chloronema-Filamente beobachtet, die sich an überdauernden, kräftigen Rhizoidfäden entwickelt haben.

3.2 Phänologie der männlichen und weiblichen Sprosse

Aus den Knospen an den kurzen Seitenästen der kräftigen Rhizoidfäden entwickeln sich die jungen männlichen Sprosse. Ihre Wachstumsphase ist aufgrund der geringen Größe kurz. Die mittlere Höhe der voll entwickelten, knospenförmigen männlichen Sprosse beträgt $0,35 \pm 0,07$ mm. Die weiblichen Sprosse bilden sich an kurzen Seitensprossen, die dem reduzierten Stamm der männlichen Sprosse entspringen, wobei an jedem männlichen Spross 1 (–2) weibliche Sprosse entstehen. Ihre Entwicklung beginnt meist unmittelbar nach dem Erscheinen der männlichen Sprosse, die bereits nach kurzer Zeit von den viel größeren und kräftigeren

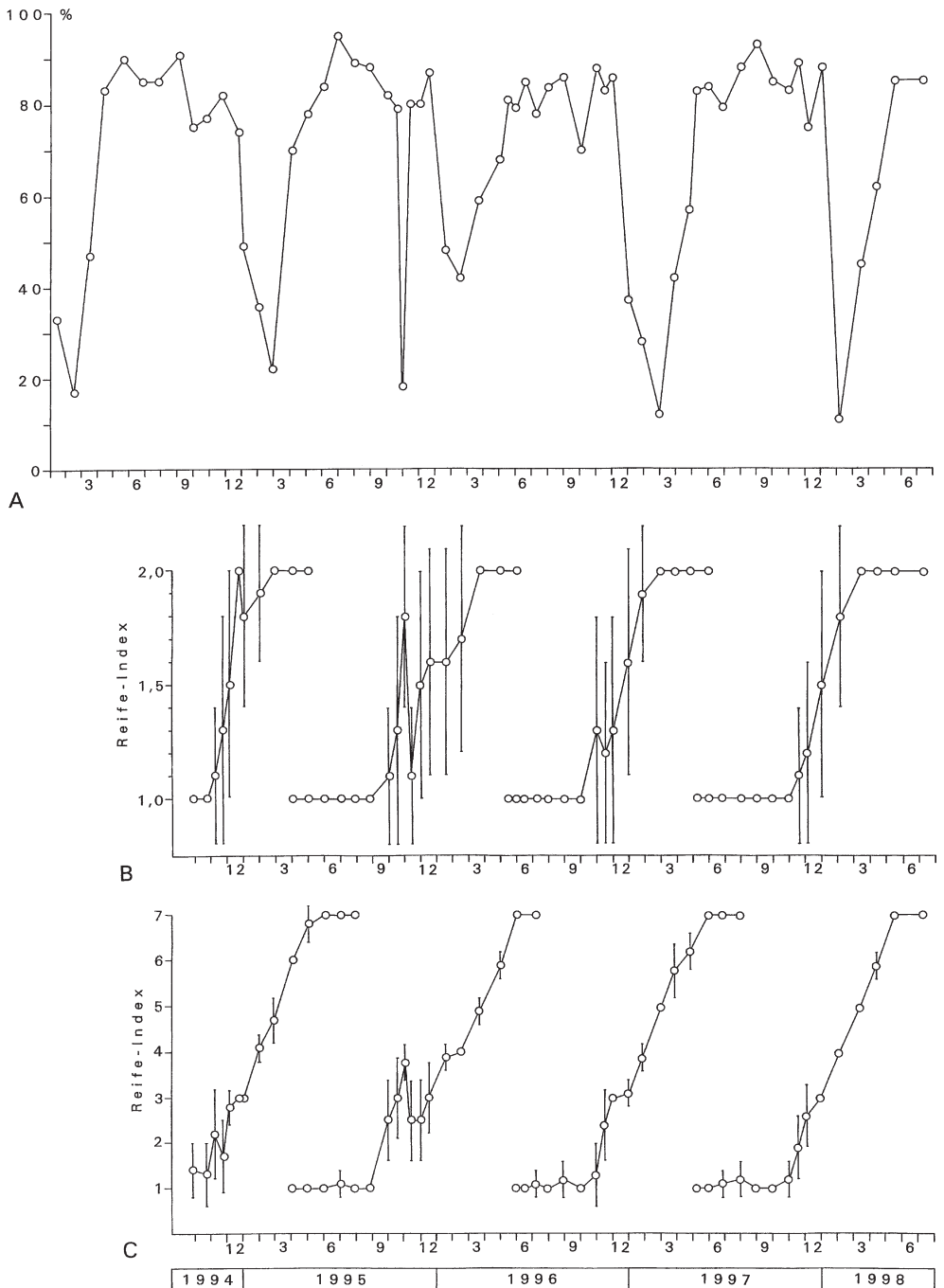


Abb. 5: Phänologie des Chloronemas (A), der männlichen Sprosse (B) und der weiblichen Sprosse (C) von *Acaulon triquetrum*. Chloronema: Prozentualer Anteil der lebenden, grünen Zellen mit intakten Chloroplasten im Zeitraum Januar 1994 bis Juli 1998. Sprosse: Mittlerer Reife-Index \pm Standardabweichung (senkrechte Balken) im Zeitraum September 1994 bis Juli 1998.

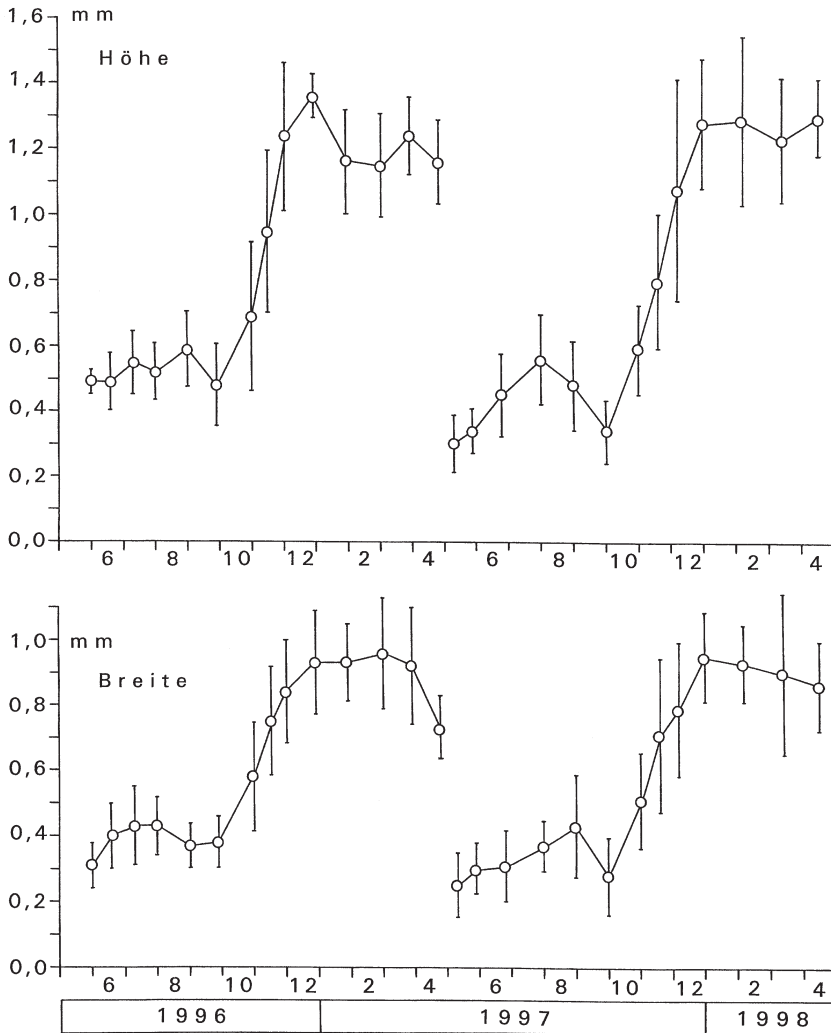


Abb. 6: Mittlere Höhe und Breite der weiblichen Sprosse von *Acaulon triquetrum* in der Zeit zwischen Mai 1996 und April 1998 (zwei Generationen; Pflanzen anderer Generationen wurden nicht berücksichtigt). Arithmetisches Mittel \pm Standardabweichung (senkrechte Balken).

weiblichen Sprossen übertagt werden (Abb. 6). Voll entwickelte weibliche Sprosse erreichen eine mittlere Höhe von $1,28 \pm 0,18$ mm. Seltener finden sich auch einzeln wachsende männliche Sprosse, denen die weiblichen Seitensprosse fehlen. Einzeln wachsende, rein weibliche Sprosse wurden dagegen nicht beobachtet. Dem Grund der jungen Sprosse entspringen Rhizoide, die nach unten in das Substrat wachsen. In der Umgebung der Jungpflanzen kommen die grünen, bäumchen- bis handförmigen, aus dem Substrat herausragenden Chloronema-Fäden in großer Anzahl vor.

Ausgewachsene Sprosse sind zunächst grün. Im Zusammenhang mit der Befruchtung und der Entwicklung der Sporophyten beginnen die weiblichen und männlichen Sprosse abzusterben. Dabei umfasst die Lebensdauer der meisten weiblichen Sprosse nur wenige Monate. Die männlichen Sprosse sind noch kurzlebiger und verfärben sich zunächst bräunlich, später beginnen sie sich zu zersetzen. Bei den weiblichen Sprossen beobachtet man anfangs eine allmähliche, langsam verlaufende Bräunung. In der Folge bleichen die weiblichen Sprosse aus und sind dann silberweiß gefärbt, schließlich zersetzen sie sich.

Die ersten Jungpflanzen entwickeln sich im Frühjahr in der Zeit zwischen März und Mai/Juni, sie sind in dieser Jahreszeit allerdings noch selten (Abb. 5, 6, 10 und Tab. 3–5). Zusammenfassend kann die Entwicklung der männlichen Sprosse durch zwei Phasen charakterisiert werden (Abb. 5B). Die erste Phase umfasst den Zeitraum zwischen (März –) Mai und Oktober/November. In dieser Zeit finden sich (von seltenen Ausnahmen abgesehen) nur lebende, grüne Sprosse. In der zweiten Phase, die von Oktober/November bis Mai (oder bis in den Sommer) reicht, kommen abgestorbene, bräunlich gefärbte Sprosse vor. Die Entwicklung der weiblichen Sprosse lässt sich durch drei Phasen charakterisieren (Abb. 5C). In der ersten Phase zwischen (März –) Mai/Juni und Oktober/November lassen sich nur kleine, nicht voll entwickelte, grüne Sprosse beobachten. Die zweite Phase umfasst den Zeitraum zwischen Oktober/November und Dezember/Januar. In dieser Periode kommen voll entwickelte, grüne Sprosse vor. Die dritte Phase reicht von Dezember/Januar bis Juli (oder bis in den Herbst und Winter). In diesem Zeitraum finden sich voll entwickelte, absterbende oder abgestorbene Sprosse. Die Phase der Bildung und des Wachstums weiblicher Sprosse reicht von (März –) Mai/Juni bis Dezember. Bei den männlichen Sprossen endet diese Phase ebenfalls im Winter.

Im Frühjahr sind die männlichen Sprosse anfangs häufiger als die weiblichen Sprosse, da sie zuerst gebildet werden. Wegen der kurzen Wachstumsphase kommen bereits im Frühjahr (im Gegensatz zu den weiblichen Sprossen) voll entwickelte, grüne männliche Sprosse vor (Abb. 5). Während des Sommers sind die männlichen und weiblichen Sprosse ebenfalls selten, jedoch bei einer gezielten Suche immer zu finden. Auch in Perioden, die sich durch hohe Lufttemperaturen, geringe Niederschlagsmengen und eine hohe Sonnenscheindauer auszeichnen, können sich vereinzelt Jungpflanzen entwickeln. Oft siedeln sie in den Randbereichen der offenen Lössflächen, die etwas von angrenzenden Blütenpflanzen beschattet werden. Die Pflanzen wachsen dabei meist gruppenweise, wobei eine Gruppe aus Sprossen besteht, die ein ähnliches Entwicklungsstadium aufweisen.

Im Herbst kommt es zu einer sehr raschen Entwicklung zahlreicher junger Pflanzen. In dieser Periode entwickeln sich die weitaus meisten Jungpflanzen. Als Folge des schnellen Wachstums kommen an einem Wuchsort unterschiedliche Entwicklungsstadien der männlichen und weiblichen Sprosse nebeneinander vor. An etwas frischeren Stellen sind die Pflanzen anfangs oft weiter entwickelt und häufiger. Erst im Spätherbst in der Zeit zwischen Mitte oder Ende November und Ende Dezember endet die Phase, in der sich ständig neue, junge männliche und weibliche Sprosse bilden. Der zunächst uneinheitliche Entwicklungsstand der Sprosse wird dadurch einheitlicher, da die späten Entwicklungsschritte der Pflanzen (Absterben der Sprosse, Reifung der Sporophyten) langsamer verlaufen als die frühen Entwicklungsschritte. Insgesamt lassen sich im Herbst einzeln wachsende männliche Sprosse seltener beobachten als im Frühsommer. Weibliche Sprosse sterben oft in kleinen Gruppen ab, die aus Sprossen mit einem ähnlichen Entwicklungsstadium bestehen.

Als Ausnahme wurden auch in den Wintermonaten sehr selten junge, grüne männliche und weibliche Sprosse von *A. triquetrum* beobachtet. Sie entwickeln sich zwischen den älteren,

absterbenden oder abgestorbenen Pflanzen, bilden kleine Gruppen und sind (im Gegensatz zu den älteren Sprossen) von grünen Chloronema-Fäden umgeben. Während des Sommers wurden vereinzelt auch junge, abgestorbene, vollständig gebräunte, zum Teil bereits zersetzte männliche und weibliche Sprosse beobachtet. Sie fanden sich in der Nachbarschaft der grünen Sprosse.

Im September 1995 wurde eine ungewöhnlich frühe, schnelle Entwicklung der Sprosse festgestellt und im folgenden Oktober kam es zu einer Schädigung (Bräunung) und zu einem Absterben zahlreicher männlicher und weiblicher Sprosse (Abb. 5 B, C). Im November 1995 entwickelten sich in der unmittelbaren Nachbarschaft der abgestorbenen (oder absterbenden) Pflanzen erneut zahlreiche Jungpflanzen, die meist kleine Gruppen an Stellen bildeten, an denen im September 1995 nur wenige junge Sprosse wuchsen.

3.3 Phänologie der Gametangien

Die männlichen und weiblichen Sprosse tragen endständige Gametangienstände. Die Pflanzen sind kladautöcisch. Alle untersuchten Sprosse waren fertil. Bei jungen Pflanzen bilden sich die Antheridien früher als die Archegonien und sind früher reif (Reifestadium 3), da die männlichen Sprosse zuerst erscheinen. Die Pflanzen sind daher (schwach) protandrisch. Reife Antheridien sind deutlich kleiner als die reifen Archegonien und ihre Wachstumsphase ist kurz.

An einem voll entwickelten männlichen Spross kamen 1–15 Antheridien vor ($n = 282$ Sprosse). Die Mittelwerte betragen $4,6 \pm 2,1$ (1995, $n = 93$ Sprosse), $5,6 \pm 1,8$ (1996, $n = 99$) und $6,3 \pm 2,2$ (1997, $n = 90$). Die Anzahl der Archegonien pro Spross lag zwischen 2 und 8 ($n = 155$ Sprosse). Bei Pflanzen, deren Entwicklung in den Jahren 1995, 1996 und 1997 begann, wurden im Mittel $3,4 \pm 1,2$ (1995, $n = 69$ Sprosse), $4,3 \pm 1,3$ (1996, $n = 50$) und $4,8 \pm 1,2$ (1997, $n = 36$) Archegonien pro Spross beobachtet.

Die zeitliche Abfolge der verschiedenen Reifestadien der Antheridien lässt sich wie folgt zusammenfassen (Abb. 7A, 10 und Tab. 6–8): Junge Antheridien in den Reifestadien 1 und 2 (Tab. 1) kommen von (Ende März –) Mai bis November/Dezember vor. Voll entwickelte Antheridien in den Reifestadien 3 und 4 finden sich zwischen Mai/Juni und April/Mai des folgenden Jahres (oder länger), wobei das Reifestadium 3 im Zeitraum von Mai/Juni bis Dezember auftritt. Ab Dezember/Januar (– Februar) bis April/Mai oder länger wurden nur alte Antheridien beobachtet (Reifestadium 4; daneben auch abortierte Antheridien).

Ähnlich kann auch die zeitliche Abfolge der verschiedenen Reifestadien der Archegonien zusammengefasst werden (Abb. 7B, 10 und Tab. 6–8). Junge Archegonien in den Reifestadien 1 und 2 kommen zwischen Mai/Juni und November/Dezember vor. Von Juni bis April/Mai des folgenden Jahres (und länger) wurden voll entwickelte Archegonien beobachtet (Reifestadien 3 und 4), wobei das Reifestadium 3 in der Zeit zwischen Juni und November/Dezember auftritt. Ab November/Dezember bis April/Mai (und länger) finden sich nur alte Archegonien (Reifestadium 4; daneben auch abortierte Archegonien).

Während des gesamten Untersuchungszeitraums wurden immer nur wenige Antheridien und Archegonien im Reifestadium 3 beobachtet, da dieses Stadium nur eine kurze Zeitperiode andauert.

Als Abweichung war der Anteil der Antheridien und Archegonien im Reifestadium 4 Ende September 1995 bereits größer als 90 % (Abb. 7 A, B). Nachdem im folgenden Oktober viele

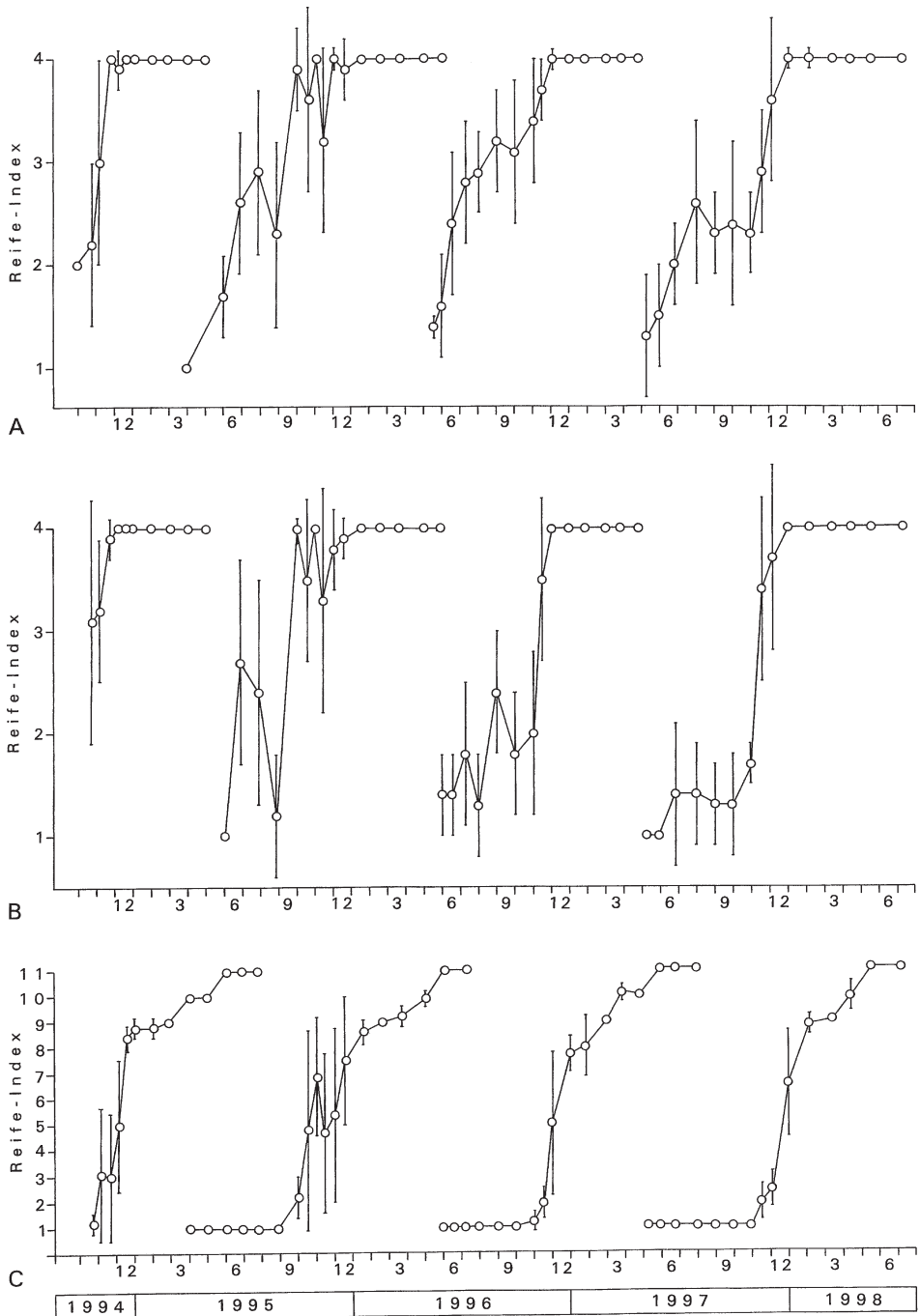


Abb. 7: Phänologie der Antheridien (A), Archegonien (B) und Sporophyten (C) von *Acaulon triquetrum*. Mittlerer Reife-Index \pm Standardabweichung (senkrechte Balken) im Zeitraum September 1994–Juli 1998 (Antheridien) oder Oktober 1994–Juli 1998 (Archegonien, Sporophyten).

Sprosse abstarben, entwickelten sich im November erneut zahlreiche Jungpflanzen mit jungen Gametangien.

Als Ausnahme wurden in den Sommermonaten sehr vereinzelt auch abgestorbene männliche und weibliche Sprosse mit abgestorbenen Gametangien beobachtet (Gametangien im Reifestadium 4, abortiert oder zersetzt).

Während des Frühjahrs kommen kaum abortierte Gametangien vor, doch kann ihr Anteil im Sommer rasch ansteigen. Im Hochsommer 1995 kamen häufig weibliche Sprosse vor, die neben Gametangien der Reifestadien 1 und 2 gleichzeitig abortierte Archegonien besaßen (27.06.: Anzahl der untersuchten weiblichen Sprosse ohne Sporophyten: $n = 10$; mittlerer prozentualer Anteil der abortierten Archegonien pro Spross: 5 %. 25.07.: $n = 10$; 15 %. 27.08.: $n = 10$; 59 %. 30.09.: $n = 1$; 0 %. 15.10.: $n = 4$; 0 %). Seltener fanden sich in dieser Periode auch Pflanzen, bei denen ausschließlich abgestorbene Gametangien vorkamen. Im Hochsommer 1996 war der Anteil der abortierten Archegonien niedriger (30.05.: $n = 8$; 0 %. 18.06.: $n = 10$; 5 %. 09.07.: $n = 10$; 2 %. 31.07.: $n = 10$; 18 %. 30.08.: $n = 10$; 19 %. 27.09.: $n = 10$; 11 %. 29.10.: $n = 8$; 9 %. 15.11.: $n = 2$; 0 %).

Bei den abweichenden, in den Wintermonaten auftretenden jungen, grünen Sprossen von *A. triquetrum* ließen sich öfters abortierte Antheridien und Archegonien nachweisen. Daneben wurden auch junge und ältere Gametangien in den Reifestadien 1–4 festgestellt.

3.4 Befruchtung

Zwischen Juni und November/Dezember kommen reife Archegonien und Antheridien vor (Reifestadium 3), wobei sich häufig Pflanzen finden, die sowohl reife Antheridien als auch geöffnete Archegonien aufweisen. Von Juni bis September treten jedoch keine befruchteten Archegonien auf. Junge Sporophyten wurden erst im Herbst (ab Oktober) beobachtet, woraus sich schließen lässt, dass die Befruchtung zwischen Oktober und Dezember erfolgt. Ausnahmsweise wurden in den Sommermonaten einzelne, abgestorbene, bräunlich gefärbte Sprosse mit abgestorbenen, jungen Sporophyten beobachtet. Diese abweichenden Pflanzen wuchsen an etwas geschützteren Stellen.

Bei einer Jungpflanze kommen unterschiedliche Entwicklungsstadien der Archegonien nebeneinander vor. Ein reifes Archegonium, das nach Öffnung der Kappen (Reifestadium 3) nicht befruchtet wird, stirbt rasch ab (Reifestadium 4). Die Befruchtung eines reifen Archegoniums führt zum Absterben aller anderen Archegonien der Reifestadien 1–3 dieses Sprosses. Bei Pflanzen mit jungen Sporophyten kommen daher nur alte Archegonien im Reifestadium 4 und abortierte Archegonien vor (abweichende Sprosse wurden nur selten beobachtet). Aus der Anzahl der Archegonien im Reifestadium 4 lässt sich somit die Ordinalzahl des befruchteten Archegoniums einer Pflanze ermitteln. Sprosse, bei denen erst das vierte, fünfte oder sechste Archegonium befruchtet wurde, kamen im Untersuchungszeitraum seltener vor. Im Herbst 1996 stieg der Anteil der jungen Pflanzen, bei denen bereits das erste reife Archegonium befruchtet wurde, an (Tab. 2).

Sehr selten fanden sich im Herbst einzelne Pflanzen, bei denen jeweils zwei Archegonien befruchtet wurden. An diesen Sprossen entwickelt sich nur eine Sporenkapsel, da der zweite Sporophyt im Reifestadium 2 abstirbt. Sprosse mit mehreren ausgewachsenen Sporenkapseln (Polysetie) wurden nicht beobachtet.

Tab. 2: Prozentanteil der Ordinalzahlen der befruchteten Archegonien bei weiblichen Sprossen von *Acaulon triquetrum* im Zeitraum 1995–1998.

Datum	Ordinalzahl des befruchteten Archegoniums						Anzahl der Sprosse
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	
1995/1996							
30.09.1995	33	34	33	-	-	-	9
15.10.1995	33	50	-	17	-	-	6
29.10.1995	40	20	30	10	-	-	10
13.11.1995	38	12	25	13	-	12	8
29.11.1995	25	38	12	-	25	-	8
19.12.1995	45	33	22	-	-	-	9
17.01.1996	50	30	10	10	-	-	10
19.02.1996	56	22	11	11	-	-	9
1996/1997							
29.10.1996	50	50	-	-	-	-	2
15.11.1996	37	50	-	13	-	-	8
30.11.1996	90	-	10	-	-	-	10
28.12.1996	70	30	-	-	-	-	10
27.01.1997	80	20	-	-	-	-	10
1997/1998							
17.11.1997	14	43	29	-	14	-	7
05.12.1997	11	56	33	-	-	-	9
30.12.1997	20	70	10	-	-	-	10
06.02.1998	30	60	10	-	-	-	10

3.5 Phänologie der Sporophyten

In den Herbstmonaten entwickeln sich an nahezu allen weiblichen Sprossen Sporophyten. Die Phänologie der Sporophyten wird in den Abbildungen 7, 8 und 10 und in den Tabellen 6–8 dargestellt. Zwischen Oktober/November und Januar kommen ausschließlich junge, grüne Sporophyten vor, wobei die Kalyptra häufig schon im Reifestadium 3 oder 2 differenziert ist (Tab. 1). Die Wachstumsphase der Sporenkapseln reicht bis Januar/Februar (Abb. 8). Ab Januar lässt sich eine allmähliche, langsam verlaufende Bräunung der Kapseln beobachten. Die Sporenkapseln öffnen sich im Mai, teilweise auch bereits im April. Damit liegt ein Zeitraum von (4–) 5–7 Monaten zwischen der Befruchtung der Archegonien und der Öffnung der reifen Kapseln.

Als Abweichung wurden im späten Winter auch sehr vereinzelt und selten kleine, braun gefärbte, abgestorbene weibliche Sprosse beobachtet, bei denen keine Sporophyten vorkamen.

Ende September 1995 fanden sich bereits zahlreiche junge Sporophyten, die im folgenden Oktober zu einem großen Teil abstarben. Allerdings entwickelten sich im November 1995 erneut zahlreiche Jungpflanzen mit jungen Sporophyten (vergleiche die Streuung in Abb. 7C). Im Februar 1998 kam es ebenfalls zu einer Schädigung vieler Sporophyten, die sich bereits überwiegend im Reifestadium 9 befanden. In den nachfolgenden Frühjahrsmonaten wurden zahlreiche abortierte Sporenkapseln beobachtet. Im Spätwinter und Frühjahr 1998 kam es jedoch nicht zu einer erneuten Entwicklung von Jungpflanzen mit jungen Sporophyten.

Sehr selten wurden in den Sommermonaten einzelne, abgestorbene, bräunlich gefärbte Sprosse mit abortierten Sporophyten beobachtet, die bereits im Reifestadium 2 abgestorben sind. Diese abweichenden Pflanzen wuchsen an etwas geschützteren Stellen.

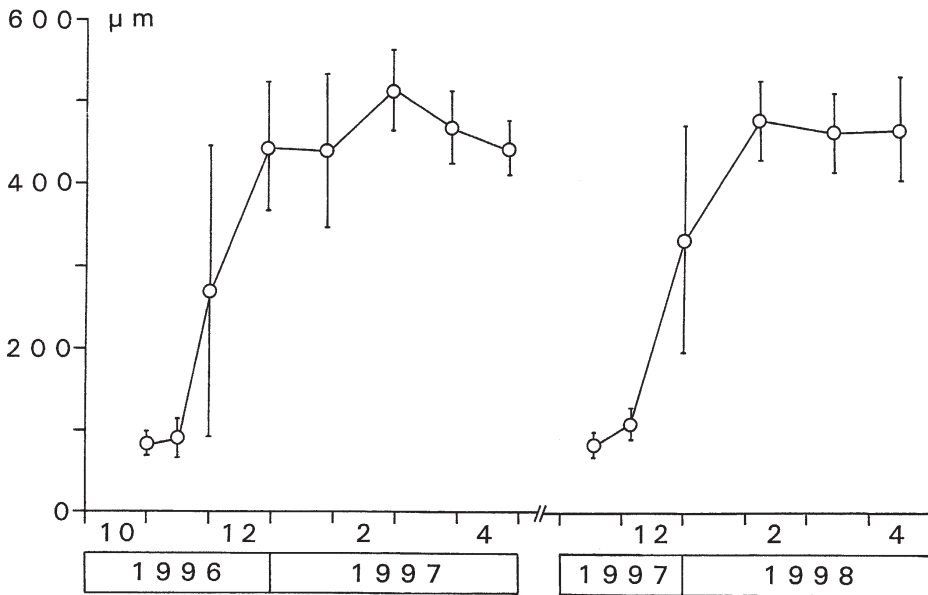


Abb. 8: Mittlerer Durchmesser der Sporophyten von *Acaulon triquetrum* in der Zeit zwischen Oktober 1996 und April 1998 (bei sehr frühen Entwicklungsstadien der Sporophyten wurde die maximale Breite des vergrößerten Bauchteils der befruchteten Archegonien gemessen). Arithmetisches Mittel \pm Standardabweichung (senkrechte Balken).

3.6 Sporen und Sporenausbreitung

Im Frühjahr lösen sich die ausgebleichten weiblichen Sprosse mit den reifen Sporenkapseln leicht vom Substrat ab, wobei die dem Grund der Sprosse entspringenden Rhizoide in den oberen Substratschichten zurückbleiben. Diese abgelösten, auf der Seite liegenden Sprosse werden an den steilen Böschungen rasch durch Regenwasser oder Wind verfrachtet und sammeln sich teilweise in kleinen Vertiefungen oder vor Erhebungen. Außerdem führen Substratumlagerungen (Abschnitt 3.7) zu einer Ausbreitung der Sprosse oder Diasporen von *A. triquetrum*. Die weiblichen Sprosse sind in den Frühjahrsmonaten bereits stellenweise zersetzt, insbesondere im oberen Teil. Die Sporenkapseln platzen meist im oberen Bereich unregelmäßig auf. Die Zersetzung der Blätter beginnt häufig vor der Öffnung der Sporenkapseln. Daher liegen die geöffneten Kapseln oft frei, was eine Ausbreitung der Sporen erleichtert. Der Durchmesser der Sporen liegt zwischen 28 und 43 μm (Mittelwert: $35,2 \pm 2,8 \mu\text{m}$). Auch bei stärker zersetzten weiblichen Sprossen liegen noch zahlreiche Sporen zwischen oder auf den Resten der Gametophyten und Sporophyten oder in ihrer unmittelbaren Umgebung. Während der Sommermonate sind die Reste der weiblichen Sprosse oft schon von einer dünnen Substratschicht bedeckt, wobei die aufgeplatzten Sporenkapseln nicht selten noch freiliegen.

Bei den Geländeuntersuchungen wurden auch mehrere Monate (bis etwa ein Jahr) nach der Kapselöffnung an vielen Stellen ältere, bereits stärker zersetzte weibliche Sprosse von *A. triquetrum* zusammen mit zahlreichen Sporen entdeckt, die meist unter einer dünnen Substratschicht verborgen waren. Bei der Untersuchung dieser alten Pflanzen ließen sich im Beobachtungszeitraum trotz gezielter Suche keine gekeimten Sporen feststellen.

3.7 Verlauf der Besiedlung

A. triquetrum besiedelt im Untersuchungsgebiet fast ausschließlich den offenen, kalkreichen, lockeren, frisch heraus gegrabenen Löss an jungen Tierbauten von Kleinsäugern. Diese Tierbauten sind inselartig an den stark geneigten Böschungen verteilt. In den zwischen den Böschungen liegenden, wenig geneigten Trockenrasenparzellen kommt die Art nur ganz vereinzelt vor. Hier bevorzugt das Moos ebenfalls den offenen, lockeren Löss an jungen Tierbauten, insbesondere an Maulwurfshügeln.

Die offenen Lössflächen mit den *A. triquetrum*-Beständen sind häufig nur wenige Quadratdezimeter groß. Sie werden rasch von Kormophyten überwachsen, wobei vor allem *Teucrium chamaedrys* L., *Bromus erectus* Huds., *Origanum vulgare* L. und *Euphorbia cyparissias* L. eine wichtige Rolle spielen. Dabei ist das Wachstum der Blütenpflanzen im Frühjahr am stärksten. Während des Beobachtungszeitraums entstanden an den untersuchten Böschungen jedoch in jedem Jahr neue Tierbauten, die nach einer gewissen Zeit von *A. triquetrum* besiedelt wurden. Größere Bestände, bei denen mehr als 100 Pflanzen pro Segment festgestellt wurden, kamen in zwei aufeinander folgenden Jahren meist in unterschiedlichen Segmenten des untersuchten Böschungsabschnitts vor (Abb. 9). Im Winter 1995/1996 war *A. triquetrum* an der markierten Böschung deutlich seltener als in den Wintermonaten der anderen Beobachtungsjahre.

Zwischen 1995 und 1998 entstanden in den 1×1 m großen Dauerbeobachtungsflächen acht offene Lössflächen an Tierbauten, die alle von *A. triquetrum* besiedelt wurden. Dabei lagen zwischen der Entstehung dieser Offenflächen und der ersten Beobachtung der Pflanzen 9–10, 9–11, 8–10, 11–13, 11–13, 4–6, 11–13 und 7–9 Monate. In den kleinen Dauerquadraten mit einer Größe von 20×20 cm wurden etwa sechs Monate nach der Aufschüttung des Substrats erstmals Jungpflanzen festgestellt. Es besteht ein Zusammenhang zwischen der Jahreszeit, in der sich die offenen Lössflächen bilden, und dem Ablauf der Besiedlung. Wenn die Offenflächen im späten Frühjahr oder im Frühsommer entstehen, können sich die Pflanzen bereits nach wenigen Monaten im folgenden Herbst entwickeln. Werden die offenen Lössflächen dagegen erst im Hochsommer, im Spätsommer oder im Herbst geschaffen, dann lassen sich die ersten *A. triquetrum*-Jungpflanzen im Frühjahr oder im Sommer des folgenden Jahres beobachten.

Die neu entstandenen Lössflächen werden meist von zwei aufeinander folgenden *A. triquetrum*-Generationen besiedelt, seltener entwickelt sich nur eine Generation. In der Folgezeit kommen in den Offenflächen nur noch wenige Einzelpflanzen vor oder das Moos fehlt an dieser Stelle vollständig. Dabei finden sich an diesen älteren Tierbauten fast immer noch größere offene, unbesiedelte Lössflächen. Die Struktur des Substrats verändert sich jedoch nach der Entstehung der Offenflächen, da der frisch heraus gegrabene, lockere Löss in der folgenden Zeit allmählich durch Niederschläge verdichtet wird. Außerdem siedeln auf älteren Lössflächen meist Blaualgen (Cyanophyta), die an ungestörten Stellen schwärzliche Überzüge bilden können.

Nach der Entstehung der Tierbauten kommt es durch Erosionsvorgänge an den steilen Böschungen oft zu einer Umlagerung des Lösses und zu Veränderungen der Substratoberfläche. Lössstücke können leicht von den Böschungen herabrollen und bei Regenfällen wird häufig Löss abgeschwemmt. Auch durch das Wachstum von Blütenpflanzen können kleinere Lössstücke bewegt werden, die oft an stärker geneigten Stellen der Böschungen herabrollen. Manchmal werden die Lössflächen durch erneute Grabungsaktivitäten der Tiere oder durch Wildwechsel umgestaltet. Durch die Umlagerungen kann die Entwicklung der Pflanzen in neu geschaffenen Offenflächen verzögert werden. Oft werden dadurch auch Bestände von *A.*

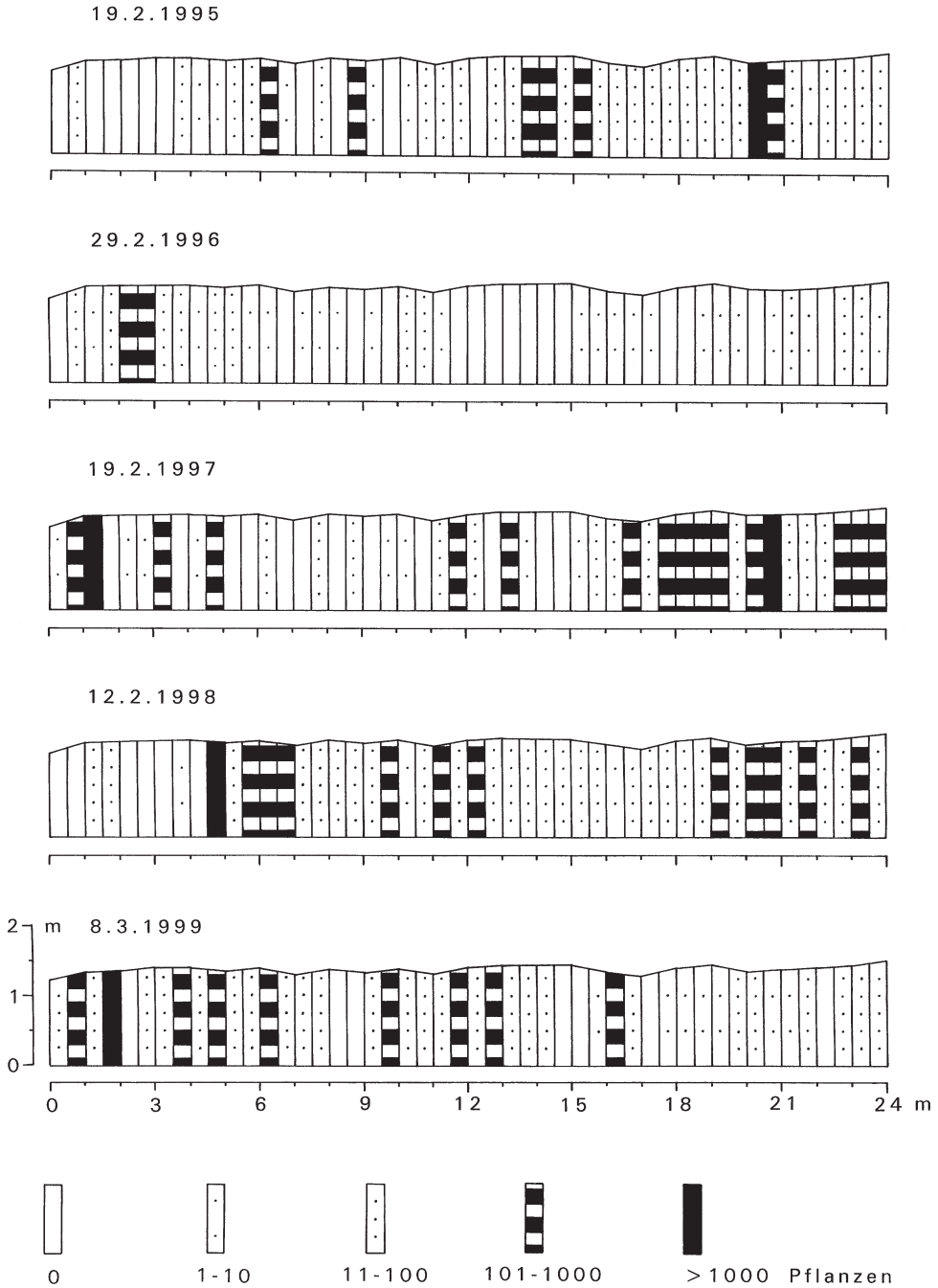


Abb. 9: Entwicklung von *Acaulon triquetrum* in einem 24 m langen, markierten Abschnitt einer trocken-warmen Böschung im Zeitraum 1995–1999. Bei den jährlichen Aufnahmen wurde der 1,2–1,5 m hohe Böschungsabschnitt in 48 Segmente mit einer Breite von 0,5 m unterteilt.

triquetrum dezimiert oder vernichtet. Die offenen Lössflächen können sich durch diese Vorgänge ebenso erweitern, wodurch neue Wuchsorte entstehen.

An den Böschungen entstehen ständig kleine, offene Lössflächen durch den Tritt von Rehen. Diese Trittstellen werden allerdings kaum von *A. triquetrum* besiedelt. Vereinzelt bilden sich auch Offenflächen, wenn Teile der Böschungen bei Pflegemaßnahmen der angrenzenden Trockenrasen von Maschinen gestreift oder überfahren werden. Das Moos ist an diesen Anrissen ebenfalls kaum zu finden.

4. Diskussion

4.1 Rhizoide und Protonema

Bei *A. triquetrum* wurde ein ausgeprägtes Rhizoidensystem festgestellt, was nach FREY & KÜRSCHNER (1991a, 1991b, 1998) für Laubmoose in Trockenregionen charakteristisch ist. Bereits SCHIMPER (1850) hat beobachtet, dass bei der kurzlebigen Art *Ephemerum serratum* (Hedw.) Hampe ausdauernde, unterirdische Rhizoide vorkommen, die an der Erdoberfläche Protonema und Sprosse entwickeln. Während die Sprosse nach der Sporenreife absterben, überdauern die Rhizoide wie bei *A. triquetrum* im Boden und bilden im nachfolgenden niederschlagsreichen Herbst erneut Protonemata, Knospen und Sprosse (vergleiche auch RUHLAND 1924 und GOEBEL 1930). Kurzlebige Arten der Gattungen *Phascum* und *Ephemerum* erscheinen zu Beginn jeder Vegetationsperiode immer wieder an den gleichen Stellen, nachdem sie in den dazwischen liegenden Trockenzeiten verschwunden waren (MEUSEL 1935). Bei *Phascum spec.* bleiben kräftig entwickelte Rhizoide, die dem Grund der Pflanzen entspringen, nach dem Absterben der Sprosse noch lange Zeit im Boden erhalten. Die Rhizoide überdauern ungünstige Perioden, wachsen bei einer erneuten Durchfeuchtung des Substrats und bilden Seitenäste, an denen sich aufrecht wachsende Chloronema-Filamente und Knospen entwickeln. Erst nach mehreren Jahren ist das Rhizoidensystem erschöpft und stirbt ab (MEUSEL 1935).

A. triquetrum wurde bisher meist als annuelle (einjährige) Art betrachtet. Im Untersuchungsgebiet kommen an der gleichen Stelle häufig zwei aufeinander folgende *A. triquetrum*-Generationen vor. Die zweite Generation entwickelt sich aus Knospen, die an im Substrat überdauernden Rhizoiden entstehen. Eine Keimung der von den Pflanzen der ersten Generation erzeugten Sporen konnte in dieser Zeit nicht festgestellt werden. Daher kann das Moos nicht als annuell bezeichnet werden. Der Lebenszyklus nimmt bei annualen Moosarten normalerweise ein Jahr ein, wobei eine Ruhephase auftritt, in der nur die Sporen leben (DURING 1979). *A. triquetrum* gehört zu den pauciennnen Arten, deren Lebenszyklus nach DURING (1979) wenige Jahre bis ein Jahr umfasst. *Ephemerum*- und *Phascum*-Arten gelten ebenfalls meist als annuell, was jedoch nach SCHIMPER (1850) und MEUSEL (1935) nicht zutrifft (vergleiche auch SHAW 2000). MEUSEL (1935) ordnet sie dem Wuchstyp der Rhizoidmoose zu. Es ist denkbar, dass Rhizoide oder Rhizoidfragmente von *A. triquetrum* im Substrat einige Zeit überdauern, durch Grabungen von Tieren an die Oberfläche transportiert werden und hier im lockeren, frisch heraus gegrabenen Löss weiter wachsen, wobei sich Knospen und Chloronema-Filamente bilden. Die Lipidtröpfchen in den kräftigen, im Substrat überdauernden Rhizoidfäden von *A. triquetrum* dienen wahrscheinlich als Reservestoffe. Die Rhizoide werden vermutlich von den grünen, an der Substratoberfläche wachsenden, kurzlebigen Chloronema-Filamenten mit Photosyntheseprodukten versorgt.

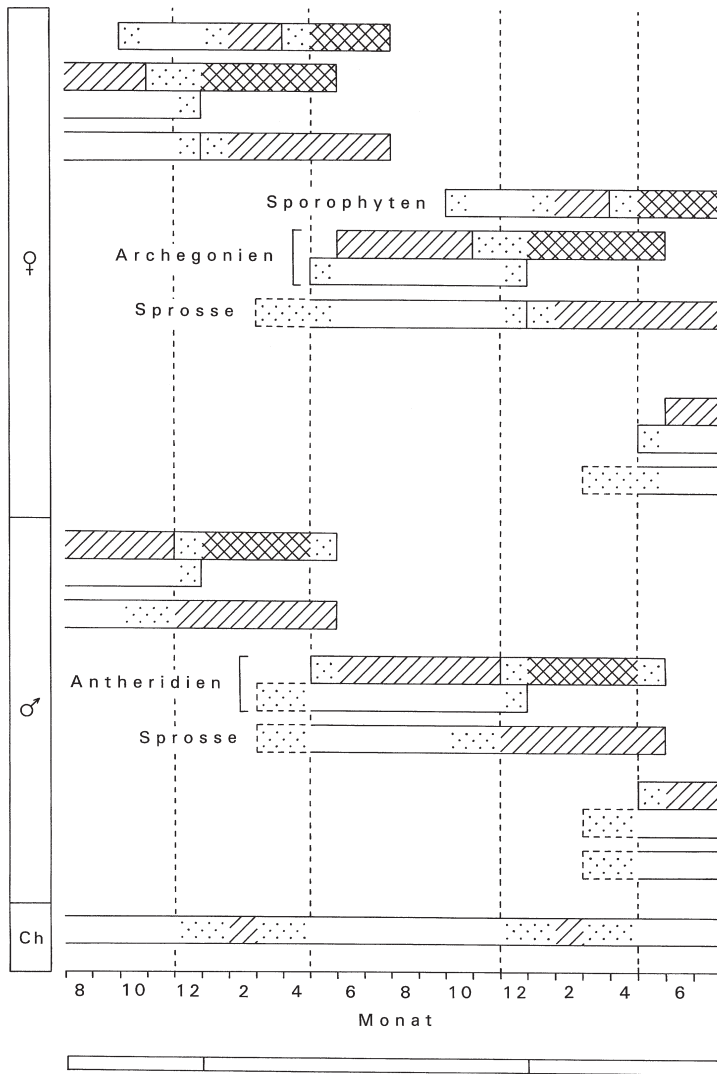


Abb. 10: Lebenszyklus von *Acaulon triquetrum* im Untersuchungsgebiet (schematische Darstellung). Entwicklungsstadien des Chloronemas (Ch), der Sprosse, der Gametangien und der Sporophyten. Punktiert: Übergangsperioden oder Überlappung.

Chloronema: Ohne Signatur: Chloronema-Fäden überwiegend (> 50 %) aus lebenden, grünen Zellen bestehend; schraffiert: Chloronema-Fäden überwiegend (> 50 %) aus abgestorbenen und farblosen Zellen bestehend.

Männliche Sprosse: Ohne Signatur: Alle Sprosse grün, lebend; schraffiert: Abgestorbene, gebräunte Sprosse vorkommend.

Weibliche Sprosse: Ohne Signatur: Junge, noch nicht voll entwickelte, grüne Sprosse vorkommend; schraffiert: Alle Sprosse voll entwickelt und absterbend oder abgestorben.

Antheridien und Archegonien: Unterer Balken: Ohne Signatur: Junge, grüne Gametangien mit geschlossenen Kappen vorkommend. Oberer Balken: Einfach schraffiert: Voll entwickelte Gametangien mit geöffneten Kappen vorkommend; doppelt schraffiert: Ausschließlich alte, voll entwickelte, gebräunte oder farblose Gametangien mit geöffneten Kappen vorkommend.

Sporophyten: Ohne Signatur: Ausschließlich junge, grüne Sporenkapsel vorhanden; einfach schraffiert: Voll entwickelte, gebräunte Sporenkapseln vorkommend; doppelt schraffiert: Geöffnete, reife Sporenkapseln vorhanden

Die Rhizoide von Moosen können dem Boden eine bedeutende Menge organischen Materials hinzufügen, wodurch der Besiedlungs- und Stabilisierungsprozess unterstützt wird (MOORE & SCOTT 1979). In Wüsten können die Rhizoide von Laubmoosen Wasser aufnehmen, leiten und speichern (FREY & KÜRSCHNER 1991a, 1991b, 1998). Sie spielen auch eine Rolle bei der Absorption und beim Transport von Ionen. Bei *A. triquetrum* verankern die Rhizoide außerdem die knospenförmigen, oft einzeln wachsenden Pflanzen im instabilen Untergrund. Die Knospenbildung an den unterirdischen Rhizoidfäden ist eine Form klonalen Wachstums und die im Gebiet häufig vorkommenden Substratumlagerungen führen oft zur vegetativen Reproduktion der Art (erzwungene Klonierung). Rhizoidgemmen, Protonema-Brutzellen oder Protonema-Gemmen, die vegetative Diasporen darstellen (DUCKETT et al. 1998), wurden bei *A. triquetrum* nicht beobachtet.

Bei einigen Arten mit kurzlebigen Sprossen ist das Protonema im Gegensatz zu den kurzlebigen Chloronema-Filamenten von *A. triquetrum* ausdauernd, beispielsweise bei *Ephemerum*-Arten (DUCKETT et al. 1993). Auch bei *Buxbaumia aphylla*, die meist als annuelle Art betrachtet wird, überdauert das Protonema möglicherweise mehrere Jahre, vermehrt sich eventuell asexuell durch Protonema-Gemmen, die in Laborkulturen beobachtet wurden, und bildet jedes Jahr erneut Gametophyten und Sporophyten (HANCOCK & BRASSARD 1974). Damit wäre der Gametophyt wie bei *A. triquetrum* paucienn oder sogar ausdauernd.

4.2 Gametophyten und Gametangien

Die Gametophyten kurzlebiger Moosarten entwickeln sich sehr rasch. FURNESS & HALL (1981) haben auf Schlammflächen an Stillgewässern bereits fünf Wochen nach dem Trockenfallen Sprosse von *Physcomitrium sphaericum* (C.F.Ludw.) Brid. beobachtet. Die Gametophyten von *Physcomitrella patens* (Hedw.) Schimp. subsp. *californica* (Crum & Anderson) Tan entwickeln sich an einem ausgetrockneten Teich ebenfalls innerhalb weniger Wochen (UNE & TATEISHI 1996). Bei *Ephemerum serratum* wurden bereits 15 Tage nach dem Erscheinen des Protonemas erstmals junge Pflanzen nachgewiesen (SCHIMPER 1850).

In der Literatur finden sich unterschiedliche Angaben zur Geschlechtsverteilung von *A. triquetrum*. Während das Moos in einigen Florenwerken als diöcisch beschrieben wird (LIMPRICHT 1885–1904, ROTH 1904–1905, WARNSTORF 1904–1906, MÖNKEMEYER 1927, CRUM & ANDERSON 1981), stimmen die Angaben anderer Autoren mit den eigenen Beobachtungen überein (BRUCH et al. 1836–1855, MÜLLER 1848–1851, JURATZKA 1882, BOULAY 1884, BRAITHWAITE 1880–1905, DIXON 1954).

Bei den meisten bisher untersuchten Moosarten ist die Anzahl der Antheridien pro Perigonium wie bei *A. triquetrum* größer als die Zahl der Archegonien pro Perichaetium (IMURA 1994, STARK 1997, UNE & TATEISHI 1996). Die Pflanzen der monöcischen Art *Trichostomum perligulatum* besitzen mehr Antheridien als Archegonien, wobei die Zahl der Antheridien ebenfalls eine größere Streuung als die Anzahl der Archegonien aufweist (STARK & CASTETTER 1995). Bei der autöcischen *Forsstroemia trichomitria* (Hedw.) Lindb. finden sich allerdings mehr Archegonien pro Gametangienstand als Antheridien, außerdem werden jährlich mehr Perichaetien als Perigonien gebildet (STARK 1986).

Auch bei anderen kurzlebigen Arten erfolgt die Gametangienentwicklung sehr rasch (RAFFAELLI & GIANNERINI 1978, UNE & TATEISHI 1996). Während die Hauptphase der Gametangienbildung bei *A. triquetrum* im Herbst liegt, entwickeln sich die Gametangien zahlreicher Moosarten in der temperaten Zone im Zeitraum zwischen Herbst und Frühjahr – Sommer (LACKNER

1939, JENDRALSKI 1955). Gametangien, die im Herbst angelegt werden, überwintern meist in einem unreifen Stadium (LONGTON 1990). Bei vielen Arten werden die Antheridien deutlich früher als die Archegonien angelegt, wobei die Differenz nicht selten einige Monate beträgt (LACKNER 1939, JENDRALSKI 1955, LONGTON & SCHUSTER 1983, LONGTON 1990).

4.3 Befruchtung

In der temperaten Zone findet die Befruchtung bei den meisten Moosarten im Gegensatz zu *A. triquetrum* zwischen Spätfrühjahr und Frühherbst statt (GRIMME 1903, KRIEGER 1915, LACKNER 1939, JENDRALSKI 1955, VAN DER WIJK 1960, LONGTON 1990).

Selbstbefruchtungen können bei *A. triquetrum* nicht ausgeschlossen werden, da im Herbst häufig Pflanzen mit reifen, geöffneten Antheridien und Archegonien vorkommen. Allgemein sind Selbstbefruchtungen bei monöcischen Moosarten wahrscheinlich weit verbreitet (WYATT 1982, LONGTON & SCHUSTER 1983, WYATT & ANDERSON 1984, SHAW 2000). Weil die Spermatozoiden bei Moosen nur wenige Zentimeter überwinden können (ANDERSON & LEMMON 1974, WYATT 1977 und 1982, DURING & VAN TOOREN 1987, MISHLER 1988), hängt der Erfolg der Befruchtung direkt von der unmittelbaren Nachbarschaft der männlichen und weiblichen Gametangien ab. Bei auf Erde wachsenden Arten, die wie *A. triquetrum* keine scheibenförmigen Perigonien („splash cups“) aufweisen, findet die Befruchtung normalerweise in einem Umkreis von maximal 10 cm statt (LONGTON & SCHUSTER 1983, WYATT & ANDERSON 1984, LONGTON 1990 und 1997, WYATT 1994, SHAW 2000). Bei autöcischen (insbesondere kladautöcischen) Moosen wie *A. triquetrum* ist die Wahrscheinlichkeit von Selbstbefruchtungen kleiner als bei syn- und paröcischen Arten, da hier der Abstand zwischen den Archegonien und Antheridien größer ist. Dichogamie vermindert ebenfalls die Wahrscheinlichkeit von Selbstbefruchtungen, aber die *A. triquetrum*-Pflanzen sind nur schwach protandrisch. Andererseits dürfte die Häufigkeit von Kreuzbefruchtungen geringer sein, wenn einzeln wachsende Sprosse durch kleine Erdflächen getrennt werden (ANDERSON & LEMMON 1974), was bei *A. triquetrum* häufig vorkommt.

Die Befruchtung eines Archegoniums führt bei *A. triquetrum* zum Absterben aller anderen jungen Archegonien dieses Perichaetiums, was auch bei *Forsstroemia trichomitria* beobachtet wurde (STARK 1986). Vermutlich werden auf diese Weise vorhandene Ressourcen auf die Entwicklung eines einzigen Sporophyten konzentriert (vergleiche BISANG & EHRLÉN 2002). Bei *Phascum cuspidatum* Schreb. ex Hedw., *Trichostomum perligulatum* und *Tortula inermis* (Brid.) Mont. werden nach der Befruchtung eines Archegoniums pro Perichaetium keine neuen Archegonien mehr angelegt (HUGHES 1979, STARK & CASTETTER 1995, STARK 1997).

4.4 Sporophyten

Im Untersuchungsgebiet wurde eine etwas spätere Sporenreife festgestellt als von den meisten Autoren angegeben (März, Zusammenstellung in ZANDER 1979). Die Periode von der Befruchtung bis zur Sporenfreisetzung dauert bei den meisten langlebigen Moosarten der temperaten Region 9–14 Monate und umfasst häufig eine Ruhephase im Winter. Die Öffnung der Sporenkapseln erfolgt dann oft im Frühjahr oder Sommer im Jahr nach der Befruchtung (GRIMME 1903, KRIEGER 1915, LACKNER 1939, JENDRALSKI 1955, VAN DER WIJK 1960). Bei *A. triquetrum* und anderen kurzlebigen Moosarten entwickeln sich die Sporophyten dagegen innerhalb weniger Monate (RAFFAELLI & GIANNERINI 1978, UNE & TATEISHI 1996). Auf

trocken gefallenen Schlammflächen in England kamen bereits acht Wochen nach der ersten Ansiedlung von *Physcomitrium sphaericum* reife Sporophyten vor (FURNESS & HALL 1981).

4.5 Sporen

A. triquetrum zeichnet sich durch relativ große Sporen aus, was bei acrocarpen, kleinwüchsigen und cleistocarpen Moosarten häufig vorkommt (DURING 1979). Auch bei Wüstenmoosen finden sich oft sehr große Sporen (SCOTT 1982).

Ähnlich wie die abgelösten *A. triquetrum*-Sprosse im Untersuchungsgebiet werden auch die abgefallenen, noch vollkommen von einer großen Kalyptra umhüllten Sporenkapseln der *Goniomitrium*-Arten in australischen Wüsten vom Wind verfrachtet (SCOTT 1982). Die cleistocarpen, eingesenkten Sporenkapseln von *Ephemerum serratum* lösen sich leicht ab und werden bei Regen fortgeschwemmt, später zerfällt die Kapselwand und die Sporen werden freigesetzt (GOEBEL 1930).

Wahrscheinlich werden die großen Sporen von *A. triquetrum* vor allem über geringe Distanzen transportiert. Während kleine Moossporen mit einem Durchmesser unter 20–25 µm durch Luftströmungen leicht über weite Entfernungen verfrachtet werden können, ist bei den großen Sporen cleistocarper Moose vor allem eine lokale Ausbreitung durch Wasser und Wind anzunehmen (BERRIE 1975, LONGTON 1994, 1997, SÖDERSTRÖM 1994). Bei *Ptilidium pulcherrimum* (Weber) Vain. mit einem Sporendurchmesser von 25–27 µm werden 43 % der freigesetzten Sporen in einem Radius von 2,5 m abgelagert (SÖDERSTRÖM & JONSSON 1989).

Bisher wurde nur bei wenigen Moosarten nachgewiesen, dass die Sporen auch im Gelände keimen und Sprosse bilden (LONGTON & MILES 1982, MILES & LONGTON 1987, 1990, KIMMERER 1991, HASSEL & SÖDERSTRÖM 1999), was mit der fehlenden Geländebeobachtung einer Sporenkeimung bei *A. triquetrum* übereinstimmt. Die außerordentlich großen Sporen von *Archidium alternifolium* (Hedw.) Schimp. keimen im Gelände nur sehr selten und unter Laborbedingungen steigt die relativ geringe Keimungsrate mit zunehmenden Sporenalter (MILES & LONGTON 1992).

Möglicherweise kommen bei *A. triquetrum* dormante Sporen vor, was auch bei anderen Moosen mit großen Sporen beobachtet wurde (DURING 1979, FURNESS & HALL 1981, LONGTON 1997, McLETCHE 1999). Die meisten Sporen von *Riccia nigrosquamata* E.W.Jones in Westafrika sind bei ihrer Freisetzung dormant, weshalb die Sporenkeimung über einen längeren Zeitraum erfolgt (BERRIE 1975). Dadurch können unberechenbare Trockenphasen zu Beginn und am Ende der Wachstumsperiode überbrückt werden. SCOTT (1982) nimmt an, dass es bei Wüstenmoosen Mechanismen gibt, die verhindern, dass bei einer kurzen Regenperiode sofort alle Sporen keimen. Auch bei *A. triquetrum* scheint es vorteilhaft zu sein, dass in kürzeren Regenphasen während des Sommerhalbjahrs nicht alle Sporen keimen, weil erst im Herbst günstige Witterungsbedingungen für die Entwicklung der Sprosse auftreten.

Wahrscheinlich lagern die Sporen von *A. triquetrum* eine gewisse Zeit in den oberen Substratschichten. Wenn durch die Grabungsaktivitäten von Tieren eine neue Offenfläche entsteht, können ältere Sporen an die Substratoberfläche gelangen. Vermutlich bietet der lockere, frisch herausgegrabene Löss günstige Bedingungen für ihre Keimung. Untersuchungen in Spanien haben gezeigt, dass *A. triquetrum* in der Diasporenbank im Boden vorkommt und dass Diasporen (wahrscheinlich Sporen) dieser Art die Passage durch das Verdauungssystem von Regenwürmern überleben können (DURING et al. 1987). Daher ist eine Verfrachtung dieser Diasporen durch Regenwürmer möglich.

4.6 Verlauf der Besiedlung

A. triquetrum besiedelt im Untersuchungsgebiet kurzlebige, kleinflächige, fleckenförmig verteilte Pionierstandorte, die immer wieder an der gleichen Stelle oder in der unmittelbaren Nachbarschaft auftreten. In Dauerflächen mit heterogenen Bodenverhältnissen in Spanien kam die Art ebenfalls an kleinflächigen, fleckenförmig verteilten Stellen mit Feinerdeablagerungen vor (DURING & LLORET 1996). Viele Moosarten wachsen an kurzlebigen, unbeständigen oder kleinflächigen Standorten (HERBEN 1994).

A. triquetrum kann neu entstandene Substratflächen rasch besiedeln, was auch bei anderen kurzlebigen Moosarten beobachtet wurde (z. B. JOENJE & DURING 1977, FURNESS & HALL 1981, UNE & TATEISHI 1996).

Die Bestände von *A. triquetrum* fluktuieren stark, was vor allem auf Witterungseinflüssen, auf Grabungsaktivitäten von Kleinsäugetern, auf dem Konkurrenzdruck von Blütenpflanzen, auf Erosionsvorgängen und auf dem Tritt von Rehen beruht. Der rasch ablaufende Lebenszyklus ermöglicht die Besiedlung kurzlebiger Standorte. *A. triquetrum* kam auch an exponierten Stellen in Spanien vor allem im Winterhalbjahr und Frühjahr vor und war im Sommer selten oder fehlte ganz. Außerdem zeigten sich ebenfalls große Häufigkeitsunterschiede zwischen zwei aufeinander folgenden Jahren (DURING & LLORET 1996). Als Ursachen für diese Schwankungen werden unter anderem Störungen durch Schafe und Menschen genannt.

4.7 Lebensstrategie

In dem von DURING (1979, 1992) vorgeschlagenen Lebensstrategien-System lässt sich *A. triquetrum* der Kategorie der „annual shuttle“-Arten zuordnen. Die kennzeichnenden Merkmale treffen weitgehend auf *A. triquetrum* zu: Paucienne Art; nahezu 100 % der weiblichen Sprosse mit Sporophyten, sehr hoher Anteil der Sporophyten an der Biomasse der Pflanzen; asexuelle Fortpflanzung (im engeren Sinn, vergleiche FREY & HENSEN 1995) fehlend; erste Reproduktion meist (4–) 5–7 Monate nach der Entwicklung der Pflanzen; Durchmesser der Sporen 28–43 µm; Wuchsform nach GIMINGHAM & BIRSE (1957) „Open Turf“; Besiedlung von kurzlebigen Wuchsorten, die immer wieder an der gleichen Stelle oder in der unmittelbaren Nachbarschaft entstehen; Lebenszyklus wird stark von saisonalen Witterungsschwankungen bestimmt; Auftreten einer Stressperiode in den trockenen, heißen Sommermonaten. Allerdings werden auch einige Abweichungen deutlich. Bisher wurde angenommen, dass die Vertreter dieser Gruppe ungünstige Perioden nur als Sporen überdauern. Bei *A. triquetrum* bleiben jedoch nach dem Absterben der Sprosse kräftige Rhizoide zurück, die ebenso wie die freigesetzten Sporen in den oberen Substratschichten überdauern und in klimatisch günstigen Phasen erneut Sprosse bilden können. Außerdem wurden auch während der sommerlichen Trockenperiode vereinzelt grüne Sprosse und zahlreiche lebende Chloronema-Filamente beobachtet, wobei die weiblichen Sprosse allerdings nicht voll entwickelt sind.

Unter ariden Bedingungen spielen „annual shuttle“-Arten eine wichtige Rolle, wobei angenommen wird, dass Trockenphasen vor allem als Sporen überdauert werden (SCOTT 1982, LONGTON 1988a, DURING 1981). In Polargebieten besiedeln „shuttle“-Arten Standorte, die ebenfalls stärkerem Klimastress ausgesetzt sind und an denen regelmäßig Störungen durch Kryoturbationen vorkommen (LONGTON 1988b).

4.8 Zusammenhang zwischen Phänologie und Witterung

Die Korrelation zwischen den Witterungsbedingungen und der Phänologie von *A. triquetrum* stand nicht im Mittelpunkt der Untersuchungen. Messwerte zum Witterungsverlauf im Untersuchungsgebiet wurden nicht erhoben. Die vorliegenden Wetterdaten (Abb. 2) erlauben keine eingehende, auf statistischen Verfahren basierende Analyse, weil es sich um monatliche Mittelwerte oder Summen handelt und Daten zum Witterungsverlauf während eines Monats (z. B. zur Verteilung der Niederschläge und Temperaturwerte) fehlen. Außerdem ist die räumliche Distanz zwischen Wetterstation und Untersuchungsgebiet zu groß.

Die Wachstums- und Reproduktionsvorgänge finden bei *A. triquetrum* im Untersuchungsgebiet vor allem in der feuchten, kühlen Periode zwischen Oktober und Mai statt (Abb. 10). Die auch im Sommer reichlich vorkommenden Chloronema-Filamente ertragen offenbar stärkere Austrocknung. Andere Moosarten können ebenfalls als Protonema wachsen, wenn die Bedingungen für eine Ausbildung beblätterter Sprosse nicht ausreichen (z. B. DUCKETT & MATCHAM 1995). Bei *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) T.J.Kop. bleibt die Regenerationsfähigkeit des ausdauernden Protonemas nach Trockenperioden länger erhalten als die Regenerationsfähigkeit der Sprosse oder der abgelösten Blätter (DUCKETT & LIGRONE 1994).

Die weiblichen Sprosse von *A. triquetrum* sind im Frühjahr und Sommer wahrscheinlich aufgrund der Trockenheit selten, klein und nicht voll entwickelt und einzeln wachsende männliche Sprosse, denen die weiblichen Seitensprosse fehlen, wurden im Frühsommer häufiger beobachtet als im Herbst. Sonniges, trockenes und mildes Wetter beschleunigt offenbar auch das Absterben der Pflanzen im Winter. Zahlreiche Studien belegen, dass das vegetative Wachstum von Moosen an Trockenstandorten meist in feuchten, kühlen Perioden erfolgt (BERRIE 1975, MISHLER & OLIVER 1991, STARK 1997). In niederländischen Grünlandgesellschaften ging die Frequenz aller Moosarten im Verlauf des Frühjahrs zurück und stieg im folgenden Herbst wieder an, wobei die meisten acrocarpen Arten im Sommer vollkommen verschwanden (VAN TOOREN et al. 1987). Die Biomasse der Moose ist hier im Herbst und Frühjahr am höchsten (VAN TOOREN et al. 1988, DURING 1990).

Der Schwerpunkt der Gametangienentwicklung im Herbst hängt wahrscheinlich ebenfalls mit der kühlen, feuchten Witterung zusammen. Auch bei anderen Moosarten an Trockenstandorten wurde festgestellt, dass sich die Gametangien in kühlen, oft feuchten Perioden entwickeln (BERRIE 1975, STARK & CASTETTER 1995, STARK 1997). Im Hochsommer 1996 war der Anteil weiblicher Sprosse von *A. triquetrum* mit abortierten Gametangien geringer als im Hochsommer 1995, was möglicherweise mit der etwas kühleren Witterung zusammenhängt.

Obwohl auch im späten Frühjahr und im Sommer reife Gametangien auftreten, wurden in dieser Zeit nur ausnahmsweise junge Sporophyten beobachtet. Vermutlich werden die Archegonien in dieser trockenen Periode nicht oder nur sehr selten befruchtet. Der Anteil junger Pflanzen, bei denen bereits das erste reife Archegonium befruchtet wurde, nahm während der Herbstmonate des Jahres 1996 zu (Tab. 2). Dies ist wahrscheinlich eine Folge der höheren Feuchtigkeit im Spätherbst. Bei anderen Moosarten wurde ebenfalls ein Zusammenhang zwischen der Befruchtungsperiode und den regionalen Klimaverhältnissen festgestellt (ODU 1981, STARK & CASTETTER 1995).

Die Entwicklung und das Wachstum der Sporophyten erfolgt auch bei anderen Moosen trockener Standorte hauptsächlich in feuchten oder kühlen Perioden (BERRIE 1975, STARK & CASTETTER 1995, STARK 1997). Wie bei *A. triquetrum* werden die Sporen fast aller Vertreter der Pottiaceae an trockenen, tiefegelegenen Stellen in der temperaten Zone zu Beginn der jährlichen Trockenperioden freigesetzt (ZANDER 1979).

Die ungewöhnlich frühe, rasche Entwicklung der *A. triquetrum*-Pflanzen im September 1995 und das Absterben des Chloronemas, der Sprosse und der jungen Sporophyten im folgenden Oktober (Abb. 5, 7), die Seltenheit der Pflanzen im Winter 1995/1996 (Abb. 9) und die Schädigung vieler Sporophyten im Februar 1998 lässt sich möglicherweise auf Witterungseinflüsse zurückführen. Weil während der Herbstmonate ständig neue Jungpflanzen von *A. triquetrum* entstehen und daher unterschiedliche Entwicklungsstadien der Sprosse, Gametangien und Sporophyten nebeneinander vorkommen, kann sich die Population von den Auswirkungen herbstlicher Trockenperioden leichter erholen.

Im Gegensatz zu den Untersuchungsflächen kamen an frischeren, im Sommer weniger stark austrocknenden Wuchsorten in der Umgebung manchmal bereits im Frühherbst voll entwickelte weibliche *A. triquetrum*-Sprosse mit unreifen Sporenkapseln vor. Diese Beobachtungen lassen auf eine gewisse phänologische Plastizität schließen. „Annual shuttle“-Arten zeigen oft eine größere phänologische Flexibilität als viele ausdauernde Arten (LONGTON 1990, 1997). Die Beobachtung, dass die Phänologie der Gametangien und Sporophyten von *A. triquetrum* durch lokale Standortbedingungen und Witterung beeinflusst wird, stimmt mit den Befunden bei anderen Moosarten überein (LONGTON 1972, 1979, 1988b, 1990).

Dank

Dr. I. Bisang (Stockholm), Prof. Dr. R. Mues (Saarbrücken), Prof. Dr. G. Philippi (Karlsruhe) und Prof. Dr. H. J. Ahrens (Heidelberg) danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskripts und für zahlreiche Hinweise und Anregungen. Dank schulde ich außerdem der Erich-Oberdorfer-Stiftung für die finanzielle Förderung der Untersuchungen.

Literatur

- ANDERSON, L. E. & LEMMON, B. E. 1974. Gene flow distances in the moss, *Weissia controversa* Hedw. – J. Hattori Bot. Lab. **38**: 67–90.
- ARNELL, H. W. 1875. De skandinaviska löfmossornas kalendarium. – Akad. Avhandl. Uppsala.
- BERRIE, G. K. 1975. The biology of a West African species of *Riccia* L. – J. Bryol. **8**: 443–454.
- BISANG, I. & EHRLEN, J. 2002. Reproductive effort and cost of sexual reproduction in female *Dicranum polysetum*. – Bryologist **105**: 384–397.
- BOULAY, N. 1884. Muscinées de la France. I. Mousses. – Paris: Savy.
- BRAITHWAITE, R. 1880–1905. The British moss-flora. Vol. I–III. – London: R. Braithwaite und L. Reeve & Co.
- BRUCH, P., SCHIMPER, W. P. & GÜMBEL, T. 1836–1855. Bryologia europaea. 6 Vols. – Stuttgart: Schweizerbart.
- CLARKE, G. C. S. & GREENE, S. W. 1970. Reproductive performance of two species of *Pohlia* at widely separated stations. – Trans. Brit. Bryol. Soc. **6**: 114–128.
- CLARKE, G. C. S. & GREENE, S. W. 1971. Reproductive performance of two species of *Pohlia* from temperate and sub-Antarctic stations under controlled environmental conditions. – Trans. Brit. Bryol. Soc. **6**: 278–295.
- CRUM, H. A. & ANDERSON, L. E. 1981. Mosses of eastern North America. Vol. 1–2. – New York: Columbia University Press.
- Deutscher Wetterdienst (Hrsg.) 1953. Klima-Atlas von Baden-Württemberg. – Bad Kissingen.
- Deutscher Wetterdienst (Hrsg.) 1994–1998. Monatlicher Witterungsbericht. Bd. **42** (1994) – **46** (1998).
- DIXON, H. N. 1954. The student's handbook of British mosses. 3rd edn (reprint). – Eastbourne: Sumfield & Day.
- DUCKETT, J. G. & LIGRONE, R. 1994. Studies of protonemal morphogenesis in mosses III. The perennial gemmiferous protonema of *Rhizomnium punctatum* (Hedw.) Kop. – J. Bryol. **18**: 13–26.
- DUCKETT, J. G. & MATCHAM, H. W. 1995. Studies of protonemal morphogenesis in mosses VII. The perennial rhizoids and gemmiferous protonema of *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. – J. Bryol. **18**: 407–424.
- DUCKETT, J. G., GOODE, J. A. & STEAD, A. D. 1993. Studies of protonemal morphogenesis in mosses I. *Ephemerum*. – J. Bryol. **17**: 397–408.
- DUCKETT, J. G., SCHMID, A. M. & LIGRONE, R. 1998. Protonemal morphogenesis. – In: BATES, J. W., ASHTON, N. W. & DUCKETT, J. G. (eds). Bryology for the twenty-first century: 223–246. – Leeds: Maney.
- DÜLL, R. 1984. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina). Part I. – Bryol. Beitr. **4**: 1–113.

- DÜLL, R. 1992. Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina). Annotations and progress. – *Bryol. Beitr.* **8/9**: 1–223.
- DURING, H. J. 1979. Life strategies of bryophytes: a preliminary review. – *Lindbergia* **5**: 2–18.
- DURING, H. J. 1981. Bryophyte flora and vegetation of Lanzarote, Canary Islands. – *Lindbergia* **7**: 113–125.
- DURING, H. J. 1990. The bryophytes of calcareous grasslands. – In: HILLIER, S. H., WALTON, D. W. H. & WELLS, D. A. (eds). *Calcareous grasslands – ecology and management*: 35–40. – Bluntisham: Bluntisham Books.
- DURING, H. J. 1992. Ecological classifications of bryophytes and lichens. – In: BATES, J. W. & FARMER, A. M. (eds). *Bryophytes and lichens in a changing environment*: 1–31. – Oxford: Oxford University Press.
- DURING, H. J. & LLORET, F. 1996. Permanent grid studies in bryophyte communities I. Pattern and dynamics of individual species. – *J. Hattori Bot. Lab.* **79**: 1–41.
- DURING, H. J. & VAN TOOREN, B. F. 1987. Recent developments in bryophyte population ecology. – *Trends in Ecology and Evolution* **2**: 89–93.
- DURING, H. J., BRUGUÉS, M., CROS, R. M. & LLORET, F. 1987. The diaspore bank of bryophytes and ferns in the soil in some contrasting habitats around Barcelona, Spain. – *Lindbergia* **13**: 137–149.
- FORMAN, R. T. T. 1965. A system for studying moss phenology. – *Bryologist* **68**: 289–300.
- FREY, W. & HENSEN, I. 1995. Lebensstrategien bei Pflanzen: ein Klassifizierungsvorschlag. – *Bot. Jahrb. Syst.* **117**: 187–209.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. 1991a. Morphologische und anatomische Anpassungen der Arten in terrestrischen Bryophytengesellschaften entlang eines ökologischen Gradienten in der Judäischen Wüste. – *Bot. Jahrb. Syst.* **112**: 529–552.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. 1991b. Das Fossombronio-Gigaspermetum mouretii in der Judäischen Wüste. 2. Ökosoziologie und Lebensstrategien. – *Crypt. Bot.* **2/3**: 73–84.
- FREY, W. & KÜRSCHNER, H. 1998. Wüstenmoose: Anpassungen und Überlebensstrategien im täglichen Kampf mit der Sonne. – *Biologie in unserer Zeit* **28**: 231–240.
- FURNESS, S. B. & HALL, R. H. 1981. An explanation of the intermittent occurrence of *Physcomitrium sphaericum* (Hedw.) Brid. – *J. Bryol.* **11**: 733–742.
- GIMINGHAM, C. H. & BIRSE, E. M. 1957. Ecological studies on growth-form in bryophytes I. Correlations between growth-form and habitat. – *J. Ecol.* **45**: 533–545.
- GOEBEL, K. 1930. *Organographie der Pflanzen*. Zweiter Teil: Bryophyten - Pteridophyten. 3. Aufl. – Jena: Fischer.
- GREENE, S. W. 1960. The maturation cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses. – *Trans. Brit. Bryol. Soc.* **3**: 736–745.
- GRIMME, A. 1903. Ueber die Blüthezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. – *Hedwigia* **42**: 1–75.
- HANCOCK, J. A. & BRASSARD, G. R. 1974. Phenology, sporophyte production, and life history of *Buxbaumia aphylla* in Newfoundland, Canada. – *Bryologist* **77**: 501–513.
- HASSEL, K. & SÖDERSTRÖM, L. 1999. Spore germination in the laboratory and spore establishment in the field in *Pogonatum dentatum* (Brid.) Brid. – *Lindbergia* **24**: 3–10.
- HERBEN, T. 1994. The role of reproduction for persistence of bryophyte populations in transient and stable habitats. – *J. Hattori Bot. Lab.* **76**: 115–126.
- HUGHES, J. G. 1979. The occurrence of polysety in relation to the number of archegonia in the female inflorescences of *Phascum cuspidatum* Hedw. – *J. Bryol.* **10**: 553–560.
- IMURA, S. 1994. Phenological study in two dioecious mosses, *Atrichum rhystophyllum* (C. Müll.) Par. and *Pogonatum inflexum* (Lindb.) Lac. – *J. Hattori Bot. Lab.* **76**: 105–114.
- JENDRALSKI, U. 1955. Die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose im Rheinlande. – *Decheniana* **108**: 105–163.
- JOENJE, W. & DURING, H. J. 1977. Colonisation of a desalinating Wadden-polder by bryophytes. – *Vegetatio* **35**: 177–185.
- JURATZKA, J. 1882. *Die Laubmoosflora von Oesterreich-Ungarn*. – Wien: Braumüller.
- KIMMERER, R. W. 1991. Reproductive ecology of *Tetraphis pellucida* H. Differential success of sexual and asexual propagules. – *Bryologist* **94**: 284–288.
- KRIEGER, W. 1915. Über die Dauer der Sporogonentwicklung bei den Laubmoosen. – *Hedwigia* **57**: 154–199.
- LACKNER, L. 1939. Über die Jahresperiodizität in der Entwicklung der Laubmoose. – *Planta* **29**: 534–616.
- LIMPRICHT, K. G. 1885–1904. *Die Laubmoose Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz*. 2. Aufl. Abt. I–III. – Leipzig: Kummer.
- LONGTON, R. E. 1972. Reproduction of Antarctic mosses in the genera *Polytrichum* and *Psilopilum* with particular reference to temperature. – *Brit. Antarct. Surv. Bull.* **27**: 51–96.
- LONGTON, R. E. 1979. Studies on growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. – *Bryologist* **82**: 325–367.
- LONGTON, R. E. 1988a. Life-history strategies among bryophytes of arid regions. – *J. Hattori Bot. Lab.* **64**: 15–28.

- LONGTON, R. E. 1988b. The biology of polar bryophytes and lichens. – Cambridge: Cambridge University Press.
- LONGTON, R. E. 1990. Sexual reproduction in bryophytes in relation to physical factors of the environment. – In: CHOPRA, R. N. & BHATLA, S. C. (eds). Bryophyte development: physiology and biochemistry: 139–166. – Boca Raton: CRC Press.
- LONGTON, R. E. 1994. Reproductive biology in bryophytes. The challenge and the opportunities. – J. Hattori Bot. Lab. **76**: 159–172.
- LONGTON, R. E. 1997. Reproductive biology and life-history strategies. – Advances in Bryology **6**: 65–101.
- LONGTON, R. E. & GREENE, S. W. 1969. The growth and reproductive cycle of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. – Ann. Bot. **33**: 83–105.
- LONGTON, R. E. & MILES, C. J. 1982. Studies on the reproductive biology of mosses. – J. Hattori Bot. Lab. **52**: 219–240.
- LONGTON, R. E. & SCHUSTER, R. M. 1983. Reproductive biology. – In: SCHUSTER, R. M. (ed). New manual of bryology, Vol. 1: 386–462. – Nichinan: Hattori Bot. Lab.
- MCLEITCHIE, D. N. 1999. Dormancy/nondormancy cycles in spores of the liverwort *Sphaerocarpos texanus*. – Bryologist **102**: 15–21.
- MEUSEL, H. 1935. Wuchsformen und Wuchstypen der europäischen Laubmoose. – Nova Acta Leopoldina N. F. **3**: 123–277.
- MILES, C. J. & LONGTON, R. E. 1987. Life history of the moss, *Atrichum undulatum* (Hedw.) P.Beauv. – Symposia Biologica Hungarica **35**: 193–207.
- MILES, C. J. & LONGTON, R. E. 1990. The role of spores in reproduction in mosses. – Bot. J. Linn. Soc. **104**: 149–173.
- MILES, C. J. & LONGTON, R. E. 1992. Spore structure and reproductive biology in *Archidium alternifolium* (Dicks. ex Hedw.) Schimp. – J. Bryol. **17**: 203–222.
- MILES, C. J., ODU, E. A. & LONGTON, R. E. 1989. Phenological studies on British mosses. – J. Bryol. **15**: 607–621.
- MISHLER, B. D. 1988. Reproductive ecology of bryophytes. – In: LOVETT DOUST, J. & LOVETT DOUST, L. (eds). Plant reproductive ecology: patterns and strategies: 285–306. – New York: Oxford University Press.
- MISHLER, B. D. & OLIVER, M. J. 1991. Gametophytic phenology of *Tortula ruralis*, a desiccation-tolerant moss, in the Organ Mountains of southern New Mexico. – Bryologist **94**: 143–153.
- MÖNKEMEYER, W. 1927. Die Laubmoose Europas. Andreaeales-Bryales. – Leipzig: Akademische Verlagsgesellschaft.
- MOORE, C. J. & SCOTT, G. A. M. 1979. The ecology of mosses on a sand dune in Victoria, Australia. – J. Bryol. **10**: 291–311.
- MÜLLER, C. 1848–1851. Synopsis muscorum frondosorum omnium hucusque cognitorum. 2 Bände. – Berlin: Foerstner.
- NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.) 2000. Die Moose Baden-Württembergs. Band 1. – Stuttgart: Ulmer.
- ODU, E. A. 1981. Reproductive phenology of some tropical African mosses. – Cryptog., Bryol. Lichénol. **2**: 91–99.
- RAFFAELLI, M. & GIANNERINI, P. 1978. Formazione e maturazione dei gametangi e dello sporofito in alcuni muschi. – Webbia **32**: 355–368.
- ROTH, G. 1904–1905. Die europäischen Laubmoose. Bd. I–II. – Leipzig: W. Engelmann.
- RUHLAND, W. 1924. Musci. Allgemeiner Teil. – In: ENGLER, A. (Hrsg.). Die Natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 10. Band Musci (Laubmoose), 1. Hälfte: 1–100. – Leipzig: Engelmann.
- SAGMO SOLLI, I. M., SÖDERSTRÖM, L., BAKKEN, S., FLATBERG, K. I. & PEDERSEN, B. 1998. Reproductive phenology of *Dicranum majus* in central Norway. – J. Bryol. **20**: 311–321.
- SCHIMPER, W. P. 1850. Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. – Mém. Soc. Mus. Hist. Nat. Strasbourg **4**: 1–67.
- SCHLENKER, G. & MÜLLER, S. 1973. Erläuterungen zur Karte der Regionalen Gliederung von Baden-Württemberg I. Teil (Wuchsgebiete Neckarland und Schwäbische Alb). – Mitt. Ver. forstl. Standortskunde u. Forstpflanzenzücht. **23**: 3–66.
- SCOTT, G. A. M. 1982. Desert bryophytes. – In: SMITH, A. J. E. (ed). Bryophyte ecology: 105–122. – London: Chapman and Hall.
- SHAW, A. J. 2000. Population ecology, population genetics, and microevolution. – In: SHAW, A. J. & GOFFINET, B. (eds). Bryophyte biology: 369–402. – Cambridge: Cambridge University Press.
- SÖDERSTRÖM, L. 1994. Scope and significance of studies on reproductive biology of bryophytes. – J. Hattori Bot. Lab. **76**: 97–103.
- SÖDERSTRÖM, L. & JONSSON, B. G. 1989. Spatial pattern and dispersal in the leafy hepatic *Ptilidium pulcherrimum*. – J. Bryol. **15**: 793–802.
- STARK, L. R. 1983. Reproductive biology of *Entodon cladorrhizans* (Bryopsida, Entodontaceae). I. Reproductive cycle and frequency of fertilization. – Syst. Bot. **8**: 381–388.
- STARK, L. R. 1986. The life history of *Forsstroemia trichomitria* (Hedw.) Lindb., an epiphytic moss. – Lindbergia **12**: 20–32.
- STARK, L. R. 1997. Phenology and reproductive biology of *Syntrichia inermis* (Bryopsida, Pottiaceae) in the Mojave Desert. – Bryologist **100**: 13–27.

- STARK, L. R. 2002. Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. – *Bryologist* **105**: 204–218.
- STARK, L. R. & CASTETTER, R. C. 1995. Phenology of *Trichostomum perligulatum* (Pottiaceae, Bryopsida) in the Chihuahuan Desert. – *Bryologist* **98**: 389–397.
- TAYLOR, J. & HOLLENSON, R. H. 1984. Sexual reproductive cycle of the liverwort *Conocephalum conicum*. – *The Michigan Botanist* **23**: 77–80.
- Trinationale Arbeitsgemeinschaft Regio-Klima-Projekt REKLIP (Hrsg.) 1995. Klimaatlas Oberrhein Mitte-Süd. Kartenband. – Zürich, Offenbach, Strasbourg.
- UNE, K. & TATEISHI, Y. 1996. Life cycle of *Physcomitrella patens* (Hedw.) B.S.G. subsp. *californica* (Crum & Anderson) Tan in Japan. – *Hikobia* **12**: 151–156.
- VAN DER WIJK, R. 1960. De periodiciteit in de ontwikkeling der bladmossen. – *Buxbaumia* **14**: 25–39.
- VAN TOOREN, B. F., DURING, H. J. & OUDHOF, J. A. F. 1987. Dynamics of bryophytes in a chalk grassland. – *Folia Geobot. Phytotax.* **22**: 377–383.
- VAN TOOREN, B. F., DEN HERTOEG, J. & VERHAAR, J. 1988. Cover, biomass and nutrient content of bryophytes in Dutch chalk grasslands. – *Lindbergia* **14**: 47–54.
- WARNSTORF, C. 1904–1906. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg. Zweiter Band. Laubmoose. – Leipzig: Borntraeger.
- WYATT, R. 1977. Spatial pattern and gamete dispersal distances in *Atrichum angustatum*, a dioicous moss. – *Bryologist* **80**: 284–291.
- WYATT, R. 1982. Population ecology of bryophytes. – *J. Hattori Bot. Lab.* **52**: 179–198.
- WYATT, R. 1994. Population genetics of bryophytes in relation to their reproductive biology. – *J. Hattori Bot. Lab.* **76**: 147–157.
- WYATT, R. & ANDERSON, L. E. 1984. Breeding systems in bryophytes. – In: DYER, A. F. & DUCKETT, J. G. (eds). *The experimental biology of bryophytes*: 39–64. – London: Academic Press.
- ZANDER, R. H. 1979. Patterns of sporophyte maturation dates in the Pottiaceae (Bryopsida). – *Bryologist* **82**: 538–558.
- ZEHR, D. R. 1979. Phenology of selected bryophytes in Southern Illinois. – *Bryologist* **82**: 29–36.

Anschrift des Verfassers

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

Tab. 7: Phänologie der Antheridien, Archegonien und Sporophyten von *Acaulon triquetrum* im Zeitraum Mai 1996 – Juli 1997. Berücksichtigt wurden nur Pflanzen einer Generation. Prozentanteil der Antheridien, Archegonien und Sporophyten in den unterschiedlichen Reifestadien.

Datum	Antheridien Reife-Index				Anzahl Sprosse	Archegonien Reife-Index				Anzahl Sprosse	Sporophyten Reife-Index											Anzahl Sprosse				
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11					
16.05.1996	60	40	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30.05.1996	32	62	2	4	10	59	35	6	-	8	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8
18.06.1996	12	70	-	18	10	59	41	-	-	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
09.07.1996	7	51	5	37	10	48	28	12	12	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
31.07.1996	6	46	2	46	10	73	13	7	7	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
30.08.1996	13	21	7	59	10	29	29	13	29	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
27.09.1996	11	30	3	56	10	40	40	17	3	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
29.10.1996	2	37	-	61	10	43	36	19	2	10	80	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
15.11.1996	-	15	-	85	10	19	13	6	62	10	20	70	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
30.11.1996	-	-	4	96	10	-	-	-	100	10	-	40	-	-	20	-	-	40	-	-	-	-	-	-	-	10
28.12.1996	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	10	10	80	-	-	-	-	-	-	-	10
27.01.1997	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	10	-	-	60	30	-	-	-	-	-	-	10
28.02.1997	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	10
27.03.1997	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90	10	-	-	-	-	10
24.04.1997	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	10
28.05.1997	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	10
25.06.1997	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	5
31.07.1997	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	2

Tab. 8: Phänologie der Antheridien, Archegonien und Sporophyten von *Acaulon triquetrum* im Zeitraum Mai 1997 – Mai 1998. Berücksichtigt wurden nur Pflanzen einer Generation. Prozentanteil der Antheridien, Archegonien und Sporophyten in den unterschiedlichen Reifestadien.

Datum	Antheridien Reife-Index				Anzahl Sprosse	Archegonien Reife-Index				Anzahl Sprosse	Sporophyten Reife-Index											Anzahl Sprosse				
	1	2	3	4		1	2	3	4		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11					
09.05.1997	64	23	13	-	10	100	-	-	-	4	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
28.05.1997	47	49	4	-	10	100	-	-	-	4	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4
25.06.1997	21	58	12	9	10	68	23	-	9	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
31.07.1997	14	45	7	34	10	65	19	4	12	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
01.09.1997	10	61	10	19	10	70	25	-	5	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
01.10.1997	16	61	2	21	10	66	24	5	5	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
30.10.1997	5	64	25	6	10	45	39	11	5	10	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
17.11.1997	2	50	11	37	10	18	15	11	56	10	30	50	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
05.12.1997	-	13	2	85	10	14	7	-	79	10	10	40	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
30.12.1997	-	-	4	96	10	-	-	-	100	10	-	-	20	-	10	10	-	60	-	-	-	-	-	-	-	10
06.02.1998	-	-	2	98	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	20	80	-	-	-	-	-	-	10
12.03.1998	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	10
14.04.1998	-	-	-	100	10	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	20	70	10	-	-	-	-	10
19.05.1998	-	-	-	100	1	-	-	-	100	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	100	-	10