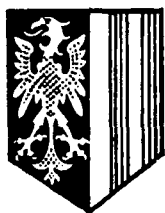


JAHRBUCH DES OBERÖSTERREICHISCHEN MUSEALVEREINES

112. Band

I. Abhandlungen



Linz 1967

Inhaltsverzeichnis

Josef Kneidinger: Ein neuer Fundplatz der Hallstattzeit im Mühlviertel	S. 9
Lothar Eckhart: Ein römischer Legionär des 4. Jahrhunderts n. Chr. aus Lentia – Linz/Donau	S. 25
Lothar Eckhart: Die Ausgrabungen des Jahres 1966 in und an der St.-Laurentius-Kirche zu Lorch – Enns	S. 33
Hans Deringer (†): Frühgeschichtliche Knochenkämme aus Oberösterreich	S. 35
Hans Deringer (†): Provinzialrömische und germanische Knochenkämme aus Lauriacum	S. 57
Ämilian Kloiber und Manfred Pertlwieser: Die Ausgrabungen 1966 auf der „Berglitzl“ in Gusen und auf dem „Hausberg“ in Auhof bei Perg, Oberösterreich	S. 75
Ämilian Kloiber und Benno Ulm: Ein „Ritter“ aus der Zeit um 1200	S. 91
Hans Commenda: Arcana	S. 93
Franz Wilflingseder: Gestalten des heimischen Aberglaubens. Aus Kriminalakten der Herrschaft Spital am Pyhrn vom 16. bis zum 18. Jahrhundert	S. 117
J. G. Haditsch: Coelestin und Flußspat aus den Opponitzer Kalken von Obermicheldorf/Oberösterreich	S. 161
Rupert Lenzenweger: Beiträge zur Desmidiaceenflora des Ibmer Moores (2. Fortsetzung)	S. 173
Erich Wilhelm Ricek: Untersuchungen über die Vegetation auf Baumstümpfen	S. 185
Friedrich Morton: Die Besiedelung des Brandbachbettes und der Mariedler-Schutthalde im Echerntale (Hallstatt)	S. 253
Friedrich Morton: Die Hirschbrunnhöhle und der Goldlochstollen	S. 269
Friedrich Morton: Das Phragmitetum der Orter Wiesen und die „Zigarrengallen“	S. 276
Besprechungen und Anzeigen	S. 281

Untersuchungen über die Vegetation auf Baumstümpfen

von

E. W. Ricek

(Mit 20 Textabbildungen, gezeichnet vom Verfasser)

Inhaltsübersicht	Seite
Einleitung	186
Der Baumstumpf als Standort	187
Waldtyp, Forstbetrieb und die Vegetation auf Baumstümpfen	190
Lebensformen	193
Die Standortsfaktoren	201
Baumstumpfgesellschaften	205
Die Darstellung von Baumstumpfgesellschaften	207
Fruchtifikationsperioden, Aspektfolgen	212
Totholz-Moosgesellschaften:	
a) Das Lophocoleetum heterophyllae	214
b) Das Lophocoleetum heterophyllae subass. brachythecietosum	215
c) Die Hypnum cupressiforme-Rasen	216
Moderholz-Moosgesellschaften:	
a) Das Georgietum pellucidae	218
b) Das Georgietum pellucidae subass. cladonietosum	219
c) Das Plagiothecietum neglecti	220
Flechtengesellschaften:	
a) Das Cladonietum cenoteae	222
b) Das Parmeliopsidetum ambiguae	223
Pilzgesellschaften:	
a) Das Trametetum versicoloris	224
b) Das Xylosphaeretum hypoxylonis	225
c) Das Trametetum quercinae	226
d) Das Mycenetum galericulatae	227
e) Das Osmoporetum odorati	228
f) Das Tyromycetum caesii	229
g) Das Caloceretum viscosae	230
Finalstadien	231
Schlußwort	232
Artenlisten	234
Verzeichnis der Moose	243
Verzeichnis der Flechten	250
Verzeichnis der Pilze	} folgen im Jahrbuch 1968
Literaturverzeichnis	

Einleitung

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich vor allem mit der Vegetation auf den Stümpfen der von Menschenhand gefälltten Bäume. Stehende oder liegende Baumleichen sowie Strünke der vom Wind gebrochenen Bäume wurden nur zur vergleichenden Betrachtung herangezogen. Denn vor allem an stehenden toten Stämmen wirken ganz andere ökologische Faktoren. Die Bodenferne bedingt eine geringere Feuchtigkeit, stärkere Belichtung, größeren Wasserverlust und infolge all dessen auch einen anderen Verlauf der Vermoderung des Holzes. Die vor dem Absterben des Baumes vorhandene Epiphytengesellschaft war hier eine andere als nahe am Boden. Die Möglichkeit der Ansiedlung von Bodenpflanzen ist geringer als auf niederen Stümpfen. Flächen gebrochenen Holzes bieten günstigere Besiedlungsmöglichkeiten als die mit dem Werkzeug geschaffenen Schnittflächen. Selbst bei den von Menschenhand gefälltten Bäumen werden gehackte Flächen rascher und intensiver bewachsen als die mit der Säge geschnittenen. Bei ganzen Stämmen und langen Stammstücken bleibt der Kambiumsplint länger erhalten als bei niederen Stümpfen, weil hier die Zerstörung sehr konzentriert und besonders auch von der relativ großen Schnittfläche her vordringt. Für viele kleine Moosarten sind gerade diese Verhältnisse von Bedeutung. Das häufigere Auftreten vieler Cephalozia-Arten, die ja glatte Substratflächen vorziehen, auf liegenden Stammstücken und Baumleichen in den noch etwas urwaldähnlichen Gebirgswäldern hat zum Teil in den letztgenannten Umständen die Ursache. Auch zahlreiche höhere Pilze ziehen stehende tote Stämme den Baumstümpfen vor. Außer den von H. Jahn bereits angeführten Arten (*Fomitopsis pinicola*, *Hirschioporus abietinus*, *Tyromyces albidus*) finden sich in meinem Beobachtungsgebiet mehrere andere Pilze (*Hymenochaete mougeotii*, *Pleurotus ostreatus*, *Hohenbuehelia serotina*, *Trametes unicolor*, *T. pubescens*, *Oudemansiella mucida*) häufiger an stehenden Stämmen als an Baumstümpfen.

Die in dieser Arbeit verwendeten Aufnahmen baumstumpfbewohnender Pflanzen stammen aus dem Hausruck- und Kobernauberwald, den Wäldern der Flyschzone des öö. Salzkammergutes und den öö. Kalkvorpalen (Höllengebirge, Leonsberg, Kathrin, Erlakogel usw.). Ergänzt wurden sie durch weitere Beobachtungen und Untersuchungen in den Traunauen bei Lambach und Wels sowie im öö. Mühlviertel.

Baumstümpfe finden sich vor allem in forstlich bewirtschafteten Wäldern. Besonders beim Kahlschlagbetrieb stehen sie in großer Zahl, in gleichem Alter und unter annähernd gleichen ökologischen Bedingungen zur Verfügung. Hier prägen sich auch ihre speziellen Vegetationsverhältnisse am stärksten aus. Je einheitlicher ein Wald oder Forst in floristischer Hinsicht ist, desto einheitlicher ist auch der Bewuchs auf seinen Baumstümpfen. Anders ist es oft in weniger intensiv bewirtschafteten und floristisch arten-

reichen subalpinen Bergwäldern, in den entlegenen Wäldern des öö. Mühlviertels. Hier siedeln — den mannigfaltigen Umweltverhältnissen entsprechend — oft sehr viele verschiedene Baumstumpfgesellschaften auf engem Raum nebeneinander und der Prozentsatz der von Bodenpflanzen bewachsenen Stümpfe ist verhältnismäßig hoch.

So wie eine qualitative Proportionalität zwischen der grünen Boden- und der Baumstumpfflora besteht, läßt sich bis zu einem gewissen Grade auch eine quantitative Parallele feststellen. Wälder und Forste mit sehr spärlichem Bodenbewuchs und mit geringer Epiphytenvegetation an den Baumstämmen — hier vor allem in Bodennähe — zeigen oft auch nur wenig grünen Bewuchs auf den Baumstümpfen. — Für die Pilze gilt dieser Satz nicht oder nur mit wesentlichen Einschränkungen.

Der Baumstumpf als Standort

Der Baumstumpf verdankt einem künstlichen Eingriff in die Vegetation sein Dasein. Dieser Eingriff, die Schlägerung, schafft nicht nur das Substrat „Totholz“, sondern auch andere Umweltbedingungen (Besonnung, Wind, Feuchtigkeit usw.). In der in die bisherige Waldgesellschaft geschlagenen Lücke entwickelt sich eine neue Pflanzengesellschaft, die in Wechselbeziehung zu der den Baumstumpf bewohnenden Vegetation tritt.

Die Faktoren, die auf die Baumstumpfvegetation einen Einfluß ausüben, sind substratbedingt und milieubedingt. Das Substrat Totholz verändert sich in bezug auf seine chemische Beschaffenheit und auf seine mechanische Konsistenz so rasch wie kaum ein anderes, besonders in seinen ersten Stadien. Vorgänge, die sich in ähnlicher Weise auch auf anderen Vegetationsunterlagen abspielen (z. B. bei der Verwitterung von Fels), laufen hier gleichsam im Zeitraffertempo ab. Und auch die das Milieu bildende Pflanzengesellschaft zeigt einen außergewöhnlich raschen Ablauf ihrer Sukzession. Am stärksten ist dies beim Kahlschlag-, weniger auffallend beim Mischwaldbetrieb ausgeprägt.

Die das Substrat betreffenden Veränderungen werden unter dem Begriff „Vermoderung“ zusammengefaßt. In ihren einzelnen Stadien spricht man von *Frischholz* (saftführend), *Totholz* (saftlos, fest, das Messer dringt nur sehr schwer ein), *Morschholz* (weniger fest, das Messer dringt in der Richtung der Faserung ziemlich leicht ein, nicht aber quer), *Moderholz* (sehr wenig fest, das Messer dringt in jeder Richtung leicht ein) und *Mulmholz* (sehr locker, kaum noch zusammenhängend). Das Ablösen der Rinde und nachher das Einbrechen des Kambiumsplintes sind auf die Vegetationsverhältnisse auf den Baumstümpfen von wesentlichem Einfluß.

Außer durch die holzzehrende Tätigkeit der Myzelien wird der Baum-

stumpf auch durch den Fraß von Insekten zerstört. Die Tätigkeit der Larven von Borken-, Bock-, Prachtkäfern, Holzwespen, Ameisen u. dgl. sei eben nur erwähnt. Ihre Intensität darf nicht unterschätzt werden. Einige Male habe ich geglaubt, in einiger Entfernung einen mit dem Nördlichen Schwammporling voll besetzten Stumpf zu sehen. In der Nähe haben sich die vermeintlichen Pilzhüte als Haufen ausgeworfenen Bohrmehles von Bockkäferlarven erwiesen.

Von einem Standort verlangt man weitgehende ökologische Einheitlichkeit. Diese ist beim Baumstumpf nicht gegeben, da er von waagrechten, schrägen, senkrechten und sogar von überhängenden Flächen begrenzt wird. Ähnliches gilt von den physikalischen und chemischen Eigenschaften seines Materiales, das in vielen Fällen zum Teil bereits weichmodrig, zum Teil – und dies nicht nur im Innern – noch recht fest ist. Die Begriffe Morsch-, Moderholz u. dgl. werden daher in dieser Arbeit so verwendet, daß damit nicht die ganze Masse des Stumpfes, sondern der größte Teil seiner oberflächlichen Schichte charakterisiert wird.

Der Verschiedenheit der einzelnen Teilflächen entspricht eine ebenso große Unterschiedlichkeit der Licht-, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse. Bei den Laubholzstämmen der Auwälder mit starkem Stockausschlag ist die Uneinheitlichkeit des Baumstumpfes besonders stark ausgeprägt.

Für die einzelnen Teile eines Baumstumpfes werden in dieser Arbeit die auf der folgenden Textzeichnung angegebenen Bezeichnungen verwendet.

Die einzelnen Holzarten sind im entrindeten oder gar im vermoderten Zustand nur schwer zu unterscheiden. Föhrenstümpfe zeigen in späteren Zersetzungsstadien oft eine eigentümliche Zahnradform der Scheitelfläche bzw. ein Flügelrippenprofil. Eichenstümpfe fallen dann durch ihre engrippige Scheitelfläche auf, bedingt durch die Auswitterung der sehr stark ausgebildeten Markstrahlen. Modriges Lärchenholz besitzt eine intensiv braunrote Farbe, dunkler als bei anderen einheimischen Hölzern.

Der ökologischen Uneinheitlichkeit des Baumstumpfes entspricht eine Vielfalt der ihn besiedelnden Pflanzengesellschaften. Wo man Licht- und Schattenseiten deutlich unterscheiden kann, werden beide von verschiedenen Pflanzengesellschaften besiedelt. Dies gilt daher vor allem für Stümpfe in heller Lage, z. B. in der Nähe von Waldrändern, Lichtungen, Schneisen, auf Schlagflächen. In sonniger Lage läßt sich meistens dort, wo der Stumpf aus dem Boden tritt, auch noch eine schmale, nur wenige cm breite basale Zone erkennen, die von Arten bewohnt wird, die in höherem Maße feuchtigkeits- und schattenbedürftig sind (Bodenfeuchtigkeit, Beschattung durch Gräser und andere Bodenpflanzen, besonders in der heißen Jahreszeit). Die Tatsache, daß die Schnitt- bzw. Scheitelfläche oft von einer ganz anderen Pflanzengesellschaft besiedelt wird als die Seitenflächen, wird weiter unten diskutiert.

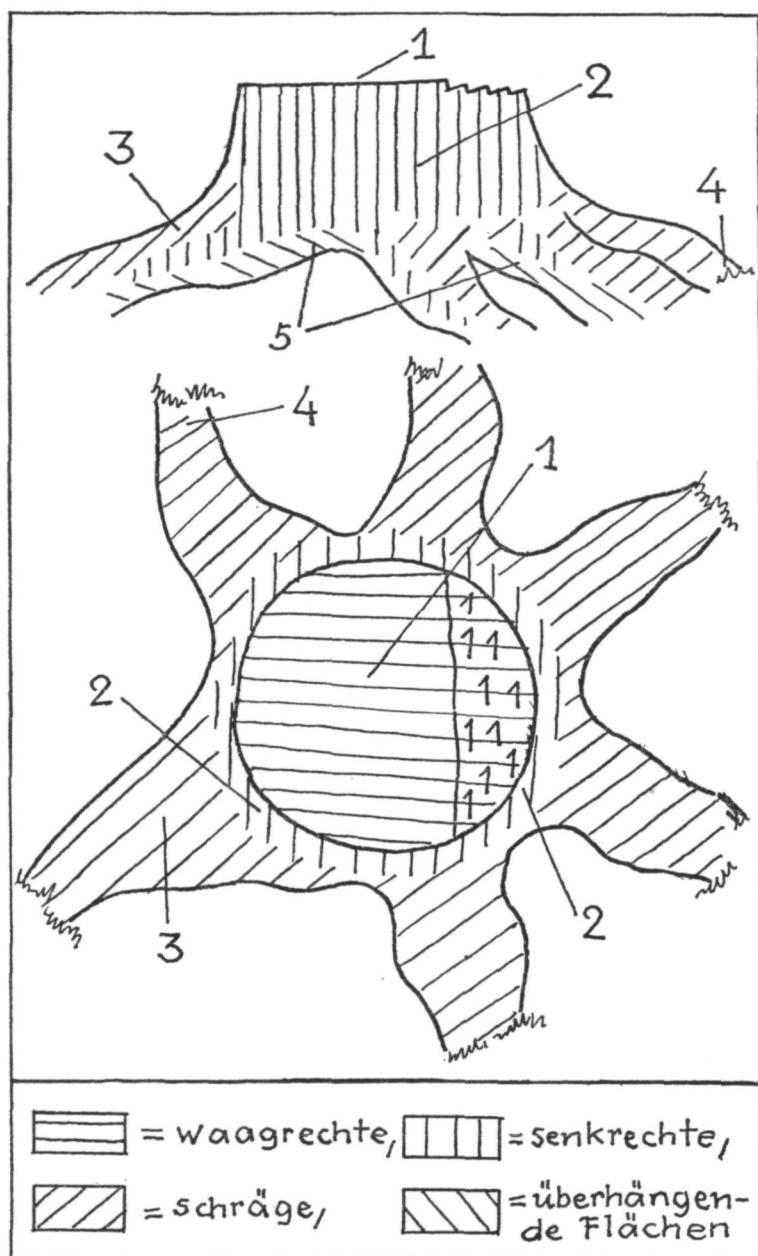


Abb. 1. Die Teile des Baumstumpfes. 1 = Scheitel-(Schnitt-)fläche, 2 = Seitenfläche, 3 = Wurzelanlauf, 4 = Wurzel, 5 = Wurzelhöhle

Waldtyp, Forstbetrieb und die Vegetation auf Baumstümpfen

Beim Mischwaldbetrieb bleibt das Kleinklima des Waldes ziemlich erhalten, auch die Milieugesellschaft des Waldbodens wird wenig gestört. Der Stumpf bleibt von seiner Entstehung bis zu seinem Vergehen ungefähr den gleichen Umweltbedingungen ausgesetzt. Diese sind je nach Art des Baumbestandes verschieden. Einzelne in einen Buchenwald eingestreute Stümpfe von Nadelhölzern weisen oft die gleiche Moos- und Flechtenflora auf wie die der Buchen. Aber auch der Säuregrad des Waldbodens wirkt sich bis zu einem gewissen Grade auf die Baumstumpfflora aus, da das modrige Holz dauernd Lösungen aus dem Boden aufsaugt. Einige Pilze (z. B. *Paxillus atrotomentosus*) und Moose (*Barbilophozia gracilis*, *Odontoschisma denudatum*) finden sich besonders an Stümpfen in stark bodensauren Wäldern und auch da vor allem im basalen Teil.

Radikaler als im Mischwaldbetrieb sind alle die Baumstumpfvegetation betreffenden Veränderungen im Kahlschlagbetrieb, u. zw. bei Schatthölzern stärker als bei Lichthölzern. Im typischen Fall ergeben sich aus den forstlichen Maßnahmen und der natürlichen Tendenz der Gesellschaftsentwicklung folgende Stadien:

1. Das Stadium des Kahlschlages (1. bis 3. Jahr).

a) Veränderungen des Milieus. Durch die plötzlich einsetzende intensive Besonnung des Bodens wird die bisherige krautige Vegetation sehr stark gestört, dezimiert oder ganz vernichtet. Ihr folgt eine mehr xerophile Kahlschlaggesellschaft, in der *Gnaphalium silvaticum*, *Senecio silvaticus*, *Veronica officinalis*, *Cirsium palustre*, *Chamaenerium angustifolium* u. a. auffallen, aber auch Lichtpflanzen hervortreten, die schon vorher in der Waldbodengesellschaft vorhanden waren, infolge der starken Beschattung dahinkümmerten und sich erst im Lichte des Kahlschlages entfalten, z. B. *Fragaria vesca*, im Bereich der Randbäume auch *Lysimachia nemorum*.

b) Veränderungen an den Stümpfen. Auch die an den Rindenseiten der Stümpfe verbliebenen Stammepiphyten werden durch die starke Besonnung beeinträchtigt, selbst das gegen Trockenheit sehr widerstandsfähige *Hypnum cupressiforme* wächst nicht recht weiter. Die Stümpfe befinden sich in dem noch fest berindeten Totholzstadium. Trockenheitsresistente Pilze leiten die Initialphase der Pilzgesellschaften ein, die hier als erste die Stümpfe besiedeln: Auf Nadelhölzern *Gloeophyllum sepiarium*, auf Laubhölzern *Schizophyllum commune*, *Trametes hirsuta* u. a. Es ist der erste Tiefpunkt der Baumstumpfvegetation im Kahlschlagbetrieb.

Auch alte Moderstümpfe, die schon vor der Kahlschlägerung vorhanden waren, werden plötzlich dem vollen Lichte ausgesetzt und ihr Bewuchs grundlegend verändert. Die bisherige Kryptogamengesellschaft wird rasch abgebaut und durch einen Verein lichtertragender, also mehr trockenheitsresistenter Arten ersetzt. Nur in der feuchteren Basalzone können sich Rudi-

mente der ursprünglichen Moderholzgesellschaft erhalten. *Hypnum cupressiforme*, *Cladonia coniocraea*, *C. fimbriata* u. a. bilden die wenig prägnante Folgegesellschaft an solchen plötzlich dem vollen Lichte ausgesetzten alten Moderstümpfen.

2. Das Stadium der Hochstauden und des Himbeer-schlages (2.—3. bis 7.—9. Jahr, unter Umständen bis zum 15.—20. Jahr).

a) Milieuveränderungen. In der weiteren Vegetationsentwicklung des Kahlschlages treten hohe Gräser (*Calamagrostis epigeios*, *Festuca gigantea*, *Deschampsia caespitosa*, über Silikat *D. flexuosa*, über Kalk *Calamagrostis varia*), Hochstauden (*Senecio fuchsii*, *Solidago virgaurea*, *Eupatorium cannabinum*) sowie niedrige Sträucher (*Rubus idaeus*, *R. fruticosus*) hervor. Da sie vor allem in der heißesten Jahreszeit ihre optimale Entfaltung aufweisen, tritt eine sehr wirksame Beschattung ein, besonders an den Seitenflächen der Stümpfe. Die Feuchtigkeit des Kleinklimas nimmt mit der Höhe der krautigen Vegetation zu und damit wird auch der Bewuchs an den Baumstümpfen gefördert.

b) Veränderungen an den Stümpfen. In sehr sonniger Lage siedeln sich mehr Flechten (*Cladonia coniocraea*, *C. macilenta*, *C. digitata*, *C. botrytes*), in schattiger mehr Moose an (*Brachythecium salebrosum*, *B. rutabulum*, *Amblystegium serpens*, *Hypnum cupressiforme*, *Ceratodon purpureus*, *Pohlia nutans*). Die Vermoderung der Baumstümpfe beginnt und auch die Moderholzgesellschaft mit *Georgia pellucida* setzt manchmal bereits in diesem Stadium ein. Vor allem die oft sehr üppig wuchernde Himbeere schafft durch ihre sommerliche Belaubung und winterliche Lichtdurchlässigkeit mehr laubwaldähnliche Verhältnisse, durch die auch in Nadelholz-Aufforstungen das Moos *Brachythecium rutabulum* sehr gefördert wird und oft zur Alleinherrschaft gelangt. Vom 8. bis 12. Jahr an vermorschen die Baumstümpfe immer mehr.

3. Das Stadium des Stangenholzes (10.—12. bis 25.—30. Jahr).

In der natürlichen Vegetationsentwicklung bildet sich aus dem Kahlschlag ein dichtes Stangenholz verschiedener Gehölzarten. Die Beschattung des Bodens und damit auch die der Stümpfe nimmt rasch zu. Die meisten Schlagflächen werden jedoch künstlich aufgeforstet, in meinen Beobachtungsgebieten zumeist mit Fichten. Nach Zusammenschluß der Kronen wird vom 12. bis 15. Jahr an die Dichte solcher Stangenhölzer so groß, daß die Belichtung des Bodens auf 0,1 Prozent der vollen Lichtintensität und auch noch weit darunter absinkt. Auf den Seitenflächen der Baumstümpfe ist oft eine Belichtung von nur 0,01 bis 0,04 Prozent der jeweils vollen Lichtmenge festzustellen. Als ein weiterer für die Vegetation in der Kraut- und Bodenschicht sehr ungünstiger Umstand kommt der intensive Nadelfall dazu. Die Folge davon ist, daß die bisherige Bodenvegetation total oder wenigstens fast gänzlich vernichtet wird. Fast ebenso stark wird der Bewuchs auf den Baum-

stümpfen beeinträchtigt. Die waldbodenbewohnende Pilzflora ist jedoch sehr reichhaltig. Auf den Baumstümpfen wachsen zwar wenige Pilzarten, diese jedoch in ungeheurer Individuenzahl. Eine Besiedlung von 50 bis 80 Prozent aller Nadelholzstümpfe mit *Xeromphalina campanella* ist keine Seltenheit. Ein Stumpf von zirka 1 Meter Durchmesser trug an einem solchen Standort im September 1966 über 2000 Pilzhütchen dieser Art.

Auch in diesem Stadium der Holzersetzung ist zu beobachten, daß die forstwirtschaftlichen Maßnahmen zu einer Beschleunigung der Sukzession führen. Das Stadium intensiver Beschattung stellt sich früher ein als bei einer vom Menschen nicht beeinflussten Waldentwicklung. Der zweite Tiefstand in der Vegetation auf den Baumstümpfen tritt ein, verursacht durch Lichtmangel.

4. Das Stadium des Hochwaldes (vom 25. bis 35. Jahr an).

Mit der Auslichtung des Bestandes tritt in zunehmendem Maße größere Helligkeit ein. Die grüne Bodenvegetation beginnt abermals; ihr voraneilend, entwickelt sich auf den bereits modrigen Baumstümpfen eine intensive Moos-, in heller Lage manchmal auch eine Flechtenvegetation. Die bei den ersten Auslichtungen neu entstandenen Baumstümpfe — zunächst meist noch mit sehr kleinem Durchmesser — werden von Arten des *Lophocoleetum heterophyllae* besiedelt, die starken Schatten ertragen, z. B. von der namengebenden Art im Verein mit *Hypnum cupressiforme*. Oft bleiben die Stümpfe auch sehr lange Zeit ganz ohne Moosbewuchs. Auch eine sehr artenarme Pilzgesellschaft findet sich auf ihnen ein. *Tyromyces caesius* und der Ubiquist *Dacrymyces deliquescens* wachsen häufig auf den kleinen Stümpfen der Fichten, *Xylosphaera hypoxylon* auf denen der Laubhölzer. Die alten mulmig-modrigen Baumstümpfe bleiben oft viele Jahrzehnte bestehen und hinterlassen zuletzt einen kleinen Hügel, der sich allmählich dem Boden angleicht und dessen Vegetation anpaßt.

An Waldrändern nimmt die Vegetationsentwicklung auf Baumstümpfen oft einen ähnlichen Verlauf wie auf Kahlschlägen. An südexponierten Waldrändern, südseitig gelegenen Feldgehölzen, auf Stümpfen von Feldbäumen und so weiter ist sie oft recht eigenartig. Wärmebedürftige und trockenheitsresistente Arten nehmen da einen größeren Raum ein. Unter den Moosen sind dies z. B. *Anomodon viticulosus*, *A. attenuatus*, *Brachythecium velutinum*, *B. populeum*, *Mnium cuspidatum* usw. Eine weitgehende Übereinstimmung mit den Stümpfen in den Auwäldern der Flüsse ist nicht zu übersehen. Aber auch zur Vegetation auf den Stümpfen der submediterranen Eichenbuschwälder bestehen Beziehungen.

Im folgenden wird die Artenliste von südexponierten Waldrandstümpfen im ö. Salzkammergut (Dexelbach am Attersee, Südhänge des Buchbergs bei Attersee), von Stümpfen der Auwälder bei Marchtrenk und Lambach und

aus dem immergrünen Steineichen-Buschwald am Mte. Brione bei Riva am Gardasee gegeben.

1. Salzkammergut.

Brachythecium populeum, *B. velutinum*, *Leskea nervosa*, *Anomodon attenuatus*, *A. viticulosus*, *Amblystegium serpens*, *Pterygandrum filiforme*, *Bryum capillare*, f. *flaccidum*, *Lepraria aeruginosa*, *Trametes hirsuta*, *T. betulina*, *T. versicolor*, *Polyporus brumalis*, *Panus stipticus*, *Ustulina deusta*.

2. Auwälder bei Lambach.

Brachythecium populeum, *Anomodon viticulosus*, *A. attenuatus*, *Amblystegium serpens*, *Bryum capillare* f. *flaccidum*, *Mnium cuspidatum*, *Hypnum cupressiforme*, *Lepraria aeruginosa*, *Trametes confragosa*, *Polyporus brumalis*.

3. Mte. Brione, Gardasee-Gebiet.

Brachythecium velutinum, *Anomodon attenuatus*, *A. viticulosus*, *Amblystegium serpens*, *Bryum capillare*, *Lepraria aeruginosa*, *Trametes betulina*, *T. versicolor*, *Stereum hirsutum*.

Der Anteil der Epiphyten und Bodenbewohner unter den Moosen ist hier so hoch, daß kaum von eigenen Stumpfesellschaften gesprochen werden kann.

Lebensformen

Innerhalb der das Milieu bildenden Pflanzen- oder Vegetationsgesellschaft bildet der Baumstumpf einen inselartig eingestreuten Ausnahmestandort (Sonderstandort). Da er kein Boden im üblichen Sinne ist, kann er nur von Pflanzen mit besonderer Anpassung besiedelt und dauernd bewohnt werden. Diese Anpassung findet ihren äußeren Ausdruck in den Lebensformen.

1. P i l z f o r m e n.

Sie entsprechen in den ersten Zersetzungsstadien weitgehend den Formen baumbewohnender Parasiten und Saprophyten. Dies betrifft ebenso die Konsistenz der Fruchtkörper wie auch deren Wuchsform. Etwa 40 Prozent der baumstumpfbewohnenden Pilzarten haben holzige, korkige oder lederige Fruchtkörper; etwa 40 Prozent sind mehr oder weniger weichfleischig, die restlichen mehr oder weniger gallertig. Vergleichsweise sind von den bodenbewohnenden Pilzarten saurer Nadelwälder nur 5 bis 6 Prozent holzig, lederig oder korkig, über 90 Prozent weichfleischig. In den Kalk-Buchenhäusern verschiebt sich dieses Verhältnis weiter zugunsten der weichfleischigen Arten. Da die feste Konsistenz eine höhere Lebensdauer der Fruchtkörper zur Folge hat, finden sich unter den baumstumpfbewohnenden Pilzen ebenso wie unter den Bewohnern stehender Bäume besonders viele Arten mit langlebigen Fruchtkörpern.

a) Arten mit mehrjährig ausdauernden Fruchtkörpern bilden jedes Jahr eine Röhrenschicht und fruchten oft jahrzehntelang: *Ganoderma applanatum*, *Fomitopsis annosa*, *Osmoporus odoratus* etc.

b) Arten mit einjährigen Fruchtkörpern bilden jedes Jahr einen neuen Fruchtkörper, der im Herbst oder Winter abstirbt: *Phaeolus schweinitzi*, *Tyromyces caesius*, *T. stipticus* etc.

c) Einjährig überwinternde Arten bilden im Sommer oder im Herbst Fruchtkörper, die über Winter bestehen bleiben, im Frühjahr eine zeitlang Sporen ausstreuen und dann zugrunde gehen: *Trameten*, *Xylosphaera* etc.

d) Kurzlebige Arten. Es sind dies die weichfleischigen und gallertigen Pilze. Zwischen den Extremen des *Coprinus disseminatus*, dessen Pilzhüte nur 2 bis 3 Tage lang bestehen, und des *Paxillus atrotomentosus*, der viele Wochen lang Sporen ausstreut, bestehen alle Zwischenstufen der Vergänglichkeit.

Alle Fruchtkörperformen, die bei Bodenpilzen auftreten, kommen auch bei Baumstumpfbewohnern vor und werden durch folgende Arten vertreten: Der *ramarioide* Formtyp (Strauchpilz) durch *Calocera* und *Hericium*, der *clavarioide* bzw. *cervicorne* Typ (Keulen-, Hornpilz) durch *Xylosphaera polymorpha* und *X. hypoxylon*, der des *Gastromyceten* (Bauchpilz) durch *Lycoperdon piriforme* und *Lycogala epidendrum*, der *scutelloide* oder *pezizoide* Typ (Becherling) durch *Coryne*, *Scutellaria* usw. Doch treten eben einzelne Formen, die sich auch an lebenden Stämmen reichlich finden, besonders hervor. Dies betrifft ebenso die Fruchtkörper- wie die Myzelformen.

Rhizomorphen, d. s. strangförmige Dauermyzelien mit dunkler Rinde und lichtem Mark. Sie gehören meistens dem *Hallimasch* (*Armillariella mellea*) zu.

Dunkle Grenzflächen, besser gesagt *Grenzschichten*, zwischen pilzbefallenem und intaktem Holz. Sie finden sich vor allem bei *Xylariaceen*

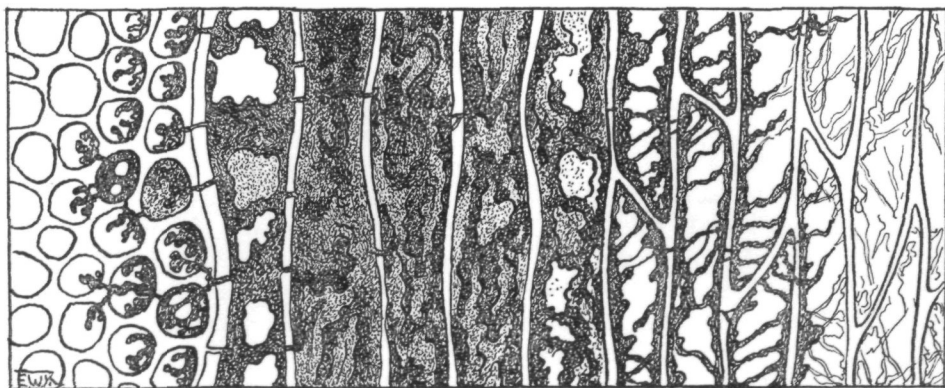


Abb. 2: Holz der Rotbuche (*Fagus*), befallen vom Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*), tangential; schwarze Grenzschichte am Umfang des vom Pilz befallenen Holzes, links das intakte Holz; 2000×vgr.

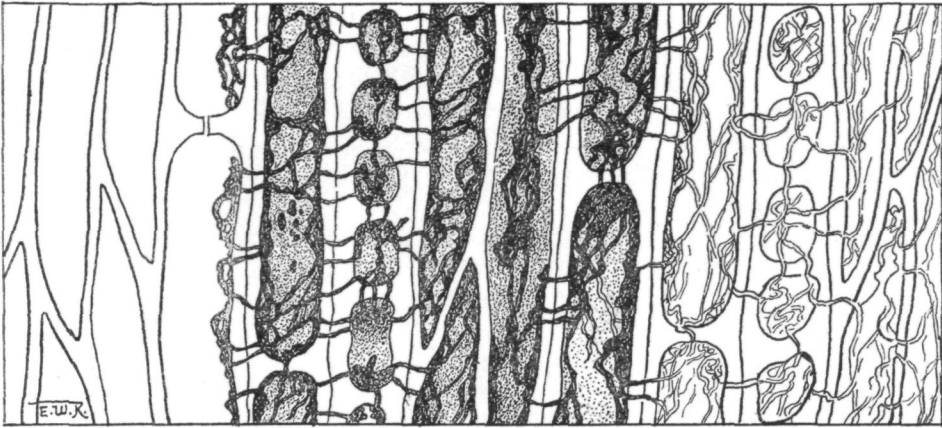


Abb. 3: Holz der Hainbuche (*Carpinus*), befallen vom Brandkrustenpilz (*Ustulina*), tangential. Schwarze Grenzschichte am Umfang des vom Pilz befallenen Holzes, links das intakte Holz; 1700× vgr.

(*Xylosphaera*, *Ustulina*), doch auch bei *Polyporaceen* und bei *Armillariella*. Es hat den Anschein, als ob sie einerseits im periodischen Wachstum der Myzelien ihre Ursache hätten, anderseits in der Ausscheidung von Substanzen, die auf artfremde Myzelien wachstumshemmend wirken und dadurch das Eindringen solcher Arten verhindern. In den Grenzschichten sind nicht nur die Pilzhyphe schwarzlich, sondern auch die Zellwände des Holzes dunkel gefärbt. Bei *Armillariella mellea* stimmen sie mit den Rindenhyphe der Rhizomorphen überein, hier besitzen die Grenzschichten sicherlich den Charakter von Dauermyzelien.

Myzel-Rhizoiden finden sich bei zahlreichen baumstumpfbewohnenden Pilzen, z. B. bei *Lycoperdon piriforme*, *Oudemansiella platyphylla*, *Nematoloma*, *Gymnopilus* etc.

Fruchtkörperformen.

a) Der *Polyporus*-Typ (*Baumschwamm*-Typ). Langlebige, seitlich ansitzende, huf- oder konsolenförmige Fruchtkörper von holziger, korkiger oder ledriger Konsistenz. Vor allem bei den *Polyporaceen* ausgebildet, doch auch bei *Schizophyllum*.

b) Der *Stockschwämmchen*-Typ. Kurzlebige, büschelig wachsende, schlankstielige, fleischige Blätterpilze. *Kuehneromyces*, *Nematoloma*, *Armillariella*, *Pholiota aurivella*, *P. adiposa*, *Psathyrella*.

c) Der *Helmlings*-Typ (*Mycena*-Typ). Rasig oder büschelig-rasig wachsende kleine, schlankstielige, weichfleischige, zarte Blätterpilze; besonders *Moderholzbewohner*, doch auch bryophile Arten (z. B. *Mycena fibula*). *Mycena alcalina*, *M. luteoalcalina*, *M. galericulata*, *M. polygramma*, *Hydropus marginellus*, *Xeromphalina campanella*.

d) **Der Muschel-Typ** (Ohrlings-Typ). Seitlich ansitzende, stiellose oder seitlich gestielte weichfleischige oder gallertige Pilze. *Pleurotellus porrigens*, *Pseudohydnum gelatinosum*, *Hohenbuehelia serotina*.

e) **Der Krustentyp**. Holzige, korkige oder pergamentpapierartige, dem Substrat übergußartig aufliegende Fruchtkörper (Krusten). Gut ausgeprägt bei *Poria*-Arten. Viele *Hymenochaete*- und *Stereum*-Arten bilden auf mehr oder weniger waagrechtem Substrat krusten-, auf senkrechten Flächen mehr oder weniger hutförmige Fruchtkörper aus, z. B. *Stereum sanguinolentum*, *S. hirsutum*, *S. rugosum*, aber auch *Fomitopsis annosus*. Doch spielen bei letztgenannter Art auch andere Faktoren mit z. B. Lichtmangel.

2. Flechtenformen.

Die Wuchsformen der baumstumpfbewohnenden Flechten stimmen ungefähr überein mit den in etwa gleicher Höhe epiphytisch an Baumstämmen lebenden Formen, also den bodennahen Stamm-Epiphyten. Mengenmäßige Verschiebungen im Spektrum der Lebensformen ergeben sich insoweit, als die langsamwüchsigen Krustenflechten auf dem labilen Substrat Morsch- und Moderholz mit den anderen Formen nicht im entferntesten konkurrieren können, daher zurücktreten. Lediglich die raschwüchsigen *Biatora*-Arten und die ebenfalls sehr vitale *Icmadophila ericetorum* können sich erfolgreich behaupten. Band- und Bartflechten finden sich natürlich nur in seltenen Ausnahmefällen. Sie gehören größeren Stammhöhen an. Aber auch breitlaubige Blattflechten vom *Parmelia*-Typ der Sektion *Amphigymnia* fehlen so gut wie vollständig. Sie können sich mit ihren wenig ausgebildeten Haftorganen auf der nach der Schlägerung bald mürbe werdenden Rinde nicht halten, weil sie der lockernden Wirkung von Wind und schwerem Regen eine zu große Angriffsfläche darbieten.

Den Hauptanteil der baumstumpfbewohnenden Flechten stellen säulenartige Formen vom *Cladonia*-Typ mit gut ausgebildeten grundständigen Thallusschuppen, also fester Verankerung. Es sind dies Formen, wie sie zum Beispiel auch auf Heideboden gesellschaftsbildend auftreten. Bei stärkerer Beschattung werden die grundständigen Thallusschuppen zu ungunsten der Podetien kräftiger ausgebildet. Die *Cladonien* nehmen mehr foliosen Charakter an: *Cladonia digitata* f. *ceruchoides*, Wain., *C. squamosa* f. *plumosa* (Ach.) Harm.-*Cladina*-Formen, deren Primärthalli bald absterben und die sich „spreizend“ an den Nachbar-Individuen, im Moos- und Erikazeenrasen festhalten, finden sich nur in den Schlußgesellschaften und auch da nicht regelmäßig. Baumstumpfgesellschaften, an deren Aufbau Laubflechten wesentlich beteiligt sind, existieren in meinem Beobachtungsgebiet nur in beschränktem Maße. Das *Parmeliopsidetum ambiguae*, in dem wenigstens 2 bis 3 Arten von Laubflechten mit ziemlich zartem, der Unterlage dicht anliegenden, in der Mitte soreumatisch zerfallendem Thallus auftreten, ist auf Stümpfen



Abb. 4: Laubmoose von modrigen Baumstümpfen. 1 = *Dicranodontium denudatum*; 2 = *Orthodicranum flagellare*; 3 = *Orthodicranum montanum*; alle Figuren ca. $2\frac{1}{2}\times$ vgr.

gewöhnlich nur fragmentarisch vorhanden und nur selten so gut ausgebildet wie an Stammbasen. Die großblättrigen Peltigera-Arten gehören u. a. den bodennahen Epiphytengesellschaften an, sind also meistens schon vor der Schlagerung vorhanden. Leprarien finden sich ebenso wie an schattigen Stammbasen auch an den entsprechenden Teilen der Stümpfe. In heller, teilweise sogar sonniger Lage, z. B. in Auwäldern, an Waldrändern, treten sie gleichermaßen wie in dichten, lichtarmen Wäldern auf. Sie finden sich an Hölzern der verschiedensten Zersetzungsstadien, regelmäßig z. B. in den Moosgesellschaften völlig vermorschter Laubholzstümpfe.

3. Moosformen.

Die von Ochsner für die epiphytisch lebenden Moose gegebene Gliederung der Lebensformen läßt sich ohne weiters auf die baumstumpfbewohnenden Moose anwenden.

Orthotrope Moose (Schaftmoose) finden sich vor allem in Kleinformen auf weichmodrigen Stümpfen. Der Zusammenhalt des Rasens ist ein wesentlicher Faktor, der die Eignung zur Besiedlung von Baumstümpfen im reifen Zersetzungsstadium weitgehend mitbestimmt. Besonders *Georgia pellucida* ist an das labile Substrat modriger Baumstümpfe in hohem Maße angepaßt. Sie ist indifferent gegen die Schwerkraft: Ihre Sprossen stehen bei horizontaler Substratlage senkrecht nach oben, bei vertikaler waagrecht nach der Seite, bei überhängender schräg nach abwärts, also immer normal zur Unterlage. Die Folge dieser Unabhängigkeit von der Substratlage ist, daß *Georgia* an die Steillage besonders gut angepaßt ist.

Der Wurzelfilz der unteren Stengelteile bildet bei dichtrasigem Wuchs eine zusammenhängende Filzschichte, die den Zusammenhalt des Rasens auf dem labilen Substrat bedingt (Vliesrasen).

Wird der Holzmulm unter dem Rasenvlies durch das Niederschlagswasser ausgewaschen, so lockert sich der Rasen und der Zusammenhang mit der

Unterlage geht verloren. Der Georgia-Rasen geht infolge gestörten Feuchtigkeitsnachschiebs allmählich zugrunde. Auf den Schattenseiten, an denen die Georgia besonders gerne wächst, ist allerdings die auswaschende Wirkung des Regenwassers infolge der kleineren direkt auffallenden Niederschlagsmenge ziemlich gering. Die Faktoren, die dieser Moosart auf weichmodrigen Stümpfen zur Vorherrschaft verhelfen, sind eben vielerlei und nicht allein auf ihre Schattenerträglichkeit zurückzuführen. Aber auch das Absterben der Georgia-Rasen kann vorzeitig durch verschiedene andere Faktoren bewirkt werden. Besonders bei plötzlicher intensiver Besonnung gehen diese rasch zugrunde. Ansonsten halten sie sich sehr lange. Bei mäßiger Beschattung bestehen sie aus fruchtenden Pflanzen verschiedenen Alters, nämlich aus solchen mit unreifen und reifen Sporogonen sowie aus abgestorbenen Pflanzen mit leeren Kapseln. Dazwischen finden sich an nicht allzu hellen Standorten brutkörpertragende Individuen und vereinzelt auch sterile, die wohl als Hemmungsbildungen aufgefaßt werden müssen. Protonemablätter sind fast immer in großer Menge vorhanden. Unter optimalen Verhältnissen wachsen auf 1 cm² 60 bis 80 Pflanzen, in diesem Falle größtenteils solche mit Sporogonen.

Bei *Dicranodontium denudatum* besteht ein geringerer Zusammenhalt des Rasens. Die Stämmchen sind weniger wurzelfilzig, jedoch bedeutend höher als bei Georgia. Das gibt ihnen auf ebener Unterlage eine höhere dynamische Wertigkeit. Da sie auf Schwerkraftreize deutlich reagieren, nehmen sie auch bei steiler Substratlage angenähert senkrechte Sproßstellung ein, gewinnen somit weniger Abstand von der Unterlage und damit auch geringere tatsächliche Deckung. Die Laubblätter von *Dicranodontium* sind meistens sehr deutlich einseitswendig; dabei stehen sie immer in der Richtung nach unten. Bei Berührung brechen sie sehr leicht ab. Diese Bruchblätter dienen der vegetativen Vermehrung. Auf stark saurem Moderholz aufliegend, treiben sie bei Feuchtigkeit schon nach wenigen Tagen Protonemafäden, und zwar aus den apikalen Teilen ebenso wie aus den basalen. Außer dieser Fortpflanzungsweise bringt das *Dicranodontium* in meinem Beobachtungsgebiet durchaus nicht selten Sporogone hervor.

Orthotrope Großmoose finden sich regelmäßig in den Schlußgesellschaften (*Polytrichum formosum*, *Dicranum scoparium*, *Rhytidiadelphus loreus*, *R. triquetrus*). Es handelt sich bei ihnen um Elemente von Bodenmoosgesellschaften.

Plagiotrope Moose (*Lophocolea heterophylla*, *Brachythecium rutabulum*, *B. salebrosum*, *Hypnum cupressiforme*) gehören mit ihren Großformen den ersten Stadien mit fester Beschaffenheit des Holzes an. Auf stark modrigen Substrat können sie sich in Steillage nicht gut halten.

Im ersten Stadium der Ansiedlung bilden die meist regelmäßig fiederästigen Stämmchen dicht anliegende Überzüge. In den nächsten Jahren über-

lagern sich die Verzweigungen immer mehr, es bildet sich ein mehr oder weniger dichter Teppich, der in diesem Alter bereits fruchtet. In den folgenden Jahren nimmt der Moost Teppich immer mehr einen schwellenden Charakter an, da die jüngeren Sprosse nicht mehr die Unterlage erreichen und sich an den älteren Sproßteilen verankern. — *Brachythecium salebrosum* meidet dabei bereits im festen Totholzstadium die steilen Flächenteile, *Hypnum cupressiforme* erst im reifen Moderholzstadium und auch da nicht so streng wie die anderen.

Die plagiotropen Kleinformen (*Lepidozia reptans*, *Nowellia curvifolia* etc.)

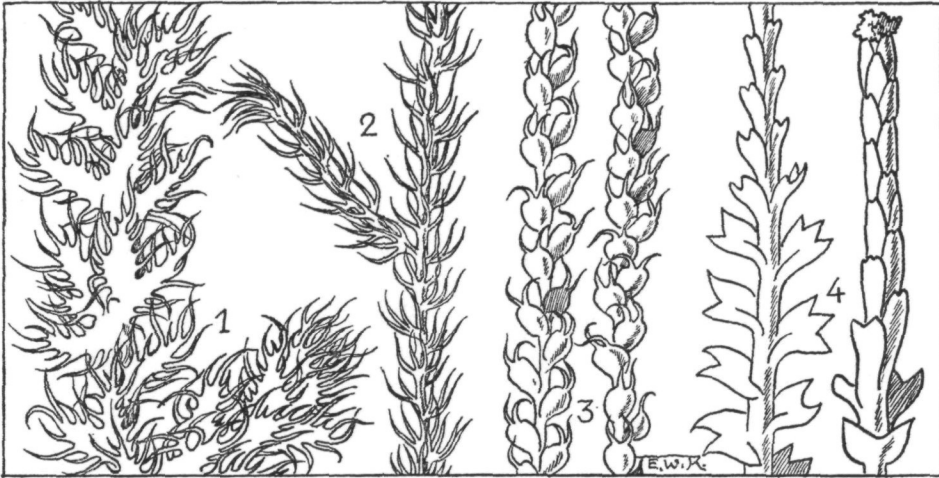


Abb. 5: Lebermoose. 1 = *Ptilidium pulcherrimum*, 2 = *Blepharostoma trichophyllum*, 3 = *Nowellia curvifolia*, 4 = *Barbilophozia gracilis* (rechts mit Brutkörperchen). Alle Figuren ca. 15× vgr.

halten sich auch auf modriger Unterlage. Es sind zum größten Teil schatten- und feuchtigkeitsbedürftige Lebermoose, die von der stark wasseraufsaugenden Unterlage genügend feucht gehalten werden. Die Taschenblätter von *Nowellia curvifolia* müssen als Wasserbehälter gedeutet werden. Diese Art verträgt auch — abgesehen von dem stark lichtbedürftigen *Ptilidium pulcherrimum* — die stärkste Besonnung unter den baumstumpfbewohnenden Lebermoosen.

Die Flachsproßmoose vom *Plagiothecium*-Typ besitzen einen rings beblätterten, dem Substrat dicht anliegenden Kriechstamm, dessen flach beblätterte Seitenäste $\pm$ abwärts hängen. Die flache Beblätterung ist zweifellos eine Anpassung an geringen Lichtgenuß. Da die einzelnen Sprosse bei Feuchtigkeit schichtenweise aneinanderhaften, halten sie auf kapillare Weise eine große Menge Wasser fest.

Bazzania trilobata neigt in ihren ersten Stadien mehr zum Kriechsproßmoos; später bildet es schwellende Polster. Die Gabeläste verflechten sich untereinander, ein „Hindurchschlüpfen“ durch das so entstehende Maschenwerk ist bei Zerreißproben infolge der fortgesetzten Verzweigung nicht leicht möglich. Die Flagellen haften sich den Nachbarsprossen an. Auf diese Art entsteht ein Polsterrasen von recht festem Zusammenhalt, der zwar hauptsächlich weniger stark geneigte Flächen besiedelt, aber auch noch bei größerer Steilheit fest zusammenhält. Eine ähnliche Wuchs- und Rasenform zeigt die thallose Metzgeria, die allerdings mehr zufällig auf Baumstümpfen auftritt.

Besonders im Endstadium tritt eine eigentümliche Wuchsform plagiotroper Moose auf, die unter den Bodenmoosen weit verbreitet ist. Der Stamm kriecht in bogenförmig nach oben gespannten Wellenlinien. Die niedergebogenen Teile „wurzeln“ und haften an der Unterlage. Es wechseln $\pm$ dicht fiedrig beästete Stengelteile mit astlosen bzw. arm- und kurzästigen ab. Diese Wuchsform, der „Wellenkriecher“, entspricht dem Streben zum Licht. Sie ist bei vielen Arten ausgebildet, in geringerem Maße bei *Thuidium*, stärker bei *Eurhynchium striatum* und *Hylocomium splendens*. Auch die sterilen Sprosse einiger *Mnium*-Arten zeigen die Wuchsform des Wellenkriechers. Dieser Moostyp ist zum Ersteigen von Baumstümpfen geeignet und findet sich reichlich unter den mehr zufälligen Baumstumpfbesiedlern.

Stoßen verschiedene Moose bei ihrem Ausbreitungswachstum aufeinander, so bestehen zwei Möglichkeiten:

1. Die Rasen überschichten einander. Dies setzt eine gewisse Höhendistanz voraus, die bei der an sich einschichtigen Moosvegetation der Baumstümpfe nur selten gegeben ist, etwa bei *Cephalozia*-Arten und anderen Kleinstmoosen, die zwischen größeren Arten oft übersehen werden.

2. Es tritt ein Konkurrenzkampf ein, in dem sich die eine Art erfolgreich behauptet, die andere früher oder später unterliegt. Größere Rasenhöhe und -dichte, ein rascheres Ausbreitungswachstum und eine höhere Soziabilität geben eine Überlegenheit in diesem Wettbewerb. Man spricht von dynamisch hochwertigen, im gegenteiligen Fall von dynamisch minderwertigen Arten. Ochsner weist in seiner Arbeit über Rindenepiphyten darauf hin, daß Moose mit Kriechsprossen denen ohne solche Organe dynamisch überlegen sind. Das gilt auch für die Baumstumpfbewohner mit gewissen Einschränkungen, wenn z. B. kleinklimatische oder andere standörtliche Bedingungen die Vitalität der einen Art beeinträchtigen. Die Verhältnisse auf Baumstümpfen sind eben vielfältiger als die an der Rinde lebender Stämme und eine starre Wertstufenskala versagt hier vollständig. *Georgia pellucida* ist z. B. an weichmülmigen Steillflächen auch bedeutend größeren Moosen dynamisch gleichwertig oder sogar überlegen, z. B. dem *Dicranodontium*. Sie bildet dann Mischrasen mit diesem oder verdrängt es völlig, während sie ihm auf ebenen

Flächen unterliegt. Sie steht also je nach Standort auf ganz verschiedenen Stufen der Wertigkeitsskala. Langsamwüchsige Cladonien bringen an stark besonnten und daher relativ trockenen Standorten auch raschwüchsige Moose zum Absterben, obwohl die Flechten an sich in bezug auf ihre dynamische Wertigkeit im allgemeinen tiefer stehen als die Moose. Es hieße, die Natur in ihrer unfassbaren Vielfalt zu verkennen, würde man bei einer solchen Vielfalt der Verhältnisse, wie sie die Baumstumpfvegetation bietet, ein starres System der dynamischen Wertstufen aufstellen.

Die Standortsfaktoren

Die Faktoren, die auslesend und formend auf die stumpfbewohnenden Pflanzengesellschaften einwirken, sind vielerlei.

Das Licht.

Dadurch, daß es von allen mikroklimatischen Faktoren am häufigsten die Grenze des Bedürfnisses einzelner Arten über- und unterschreitet, ja sogar die der grünen Vegetation überhaupt, wird es zu einem der wichtigsten auslesenden Faktoren der Gesellschaftsbildung. Es wirkt nicht nur als solches selbst, indem es die Assimilation ermöglicht, sondern geht parallel mit höherer Temperatur und damit auch mit relativ geringerer Feuchtigkeit. Ein großer Teil des gesamten Komplexes standörtlicher Faktoren steht in direktem Zusammenhang mit der auffallenden Lichtmenge. Photophile Arten sind daher (dies alles gilt hier für die Baumstumpfbewohner) in höherem Maße xerophytisch. In diese Richtung tendiert die Mehrzahl der Flechten. Da viele der in Betracht kommenden Arten größere Luftfeuchtigkeit vorziehen, können sie nur zu einem kleinen Teil als echte Xerophyten angesehen werden.

Die photophilen Arten ertragen noch einen Lichtgenuß von 80–100%. Es sind dies *Cladonia cenotea*, *C. macilenta*, *C. botrytes* u. a. Unter 0,25 % Lichtgenuß fehlen ausgebildete Flechtenthalli vollständig. Nur *Lepraria*-formen finden sich, es erfolgt bereits eine Auflösung des Flechtenlagers. Von den Moosen erträgt *Hypnum cupressiforme* noch einen maximalen Lichtgenuß von 65–70%; unter 0,2% gehen noch *Georgia* und *Lepidozia reptans*. *Georgia* bildet nur über 0,35–0,4% Lichtgenuß seine Sporogone aus; unter diesem Wert lediglich Brutkörperchen. Unter 0,05% findet man nur sterile Kümmerformen oder dieses Moos kommt über die Bildung von Protonemablättern nicht mehr hinaus.

Auch ein großer Teil der Pilze benötigt wenigstens zur Fruchtkörperbildung Licht bzw. die mit dem Lichte in Zusammenhang stehenden Faktoren. Den höchsten Lichtgenuß beanspruchen *Gloeophyllum sepiarium*, *G. trabeum*, *Trametes hirsuta*, *T. betulinus*, *Pycnoporus cinnabarinus* u. a. Mit der geringsten Lichtmenge kommen *Xeromphalina campanella*, *Hydropus margi-*

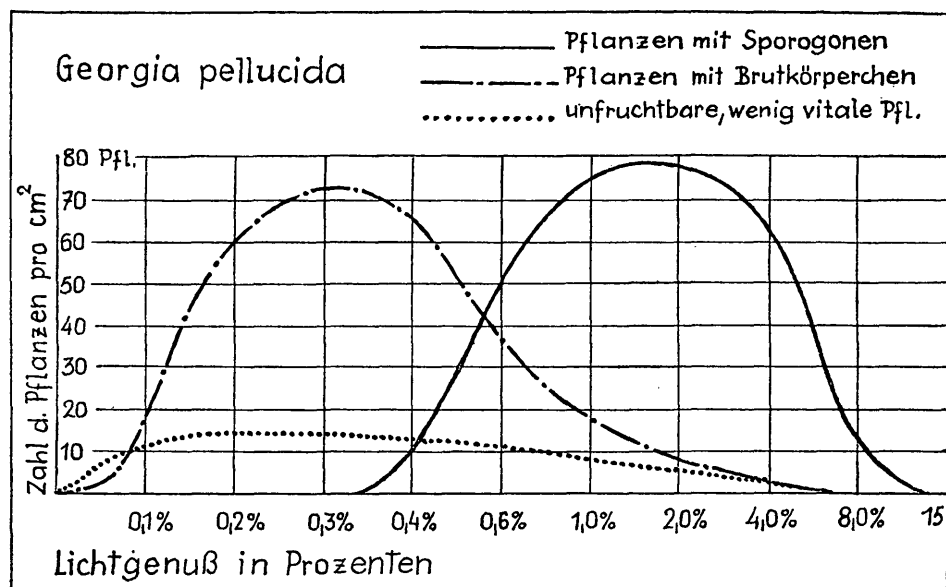


Abb. 6: *Georgia pellucida*. Zusammensetzung ihrer Rasen aus sporogontragenden, brutkörpertragenden und sterilen Pflanzen in ihrer Abhängigkeit von der Lichtintensität.

nellus und einige *Mycena*-Arten (*M. luteoalcalina*, *M. alcalina*, *M. maculata*) aus, die selbst in fast lichtlosen Höhlungen des Holzes noch Fruchtkörper hervorbringen.

Geht man von einer Lichtung aus waldeinwärts, so findet man auf dieser selbst an den modernden Stümpfen hauptsächlich Cladonien-Vereine: Auf der Lichtseite vorherrschend *Cladonia cenotea*, *C. macilenta*, *C. pithyrea*, *C. odrochlora*, *C. coniocraea* etc., auf der Schattenseite sowie in der nur wenige cm breiten, durch Gräser und Kräuter beschatteten Basalzone *C. digitata*, *C. squamosa*, *C. fimbriata* und ebenfalls *C. coniocraea* sowie ganz vereinzelt auch Moose (*Dicranodontium denudatum*, *Orthodicranum montanum*, *O. flagellare*, *Georgia pellucida* cum fructibus etc.). Im leichten Schatten der Randbäume wachsen auf der Lichtseite dieselben Arten, die auf freier Fläche die Schattenseiten besiedelt haben; auf der Schattenseite ist es eine neue, an Moosen bedeutend reichere Moos-Flechtenassoziation, die in der nächst stärkeren Stufe der Beschattung die Lichtseiten einnimmt. Es tritt also mit zunehmender Beschattung in der Weise ein in kleinen Stufen ausgeprägter Wechsel von Pflanzengesellschaften auf, indem in der Zone geringerer Belichtung auf der Lichtseite der Stümpfe jene Artenkombination herrscht, die in der anschließenden Zone größerer Helligkeit auf der Schattenseite siedelt. Die Textabbildung 6 zeigt diese Verhältnisse.

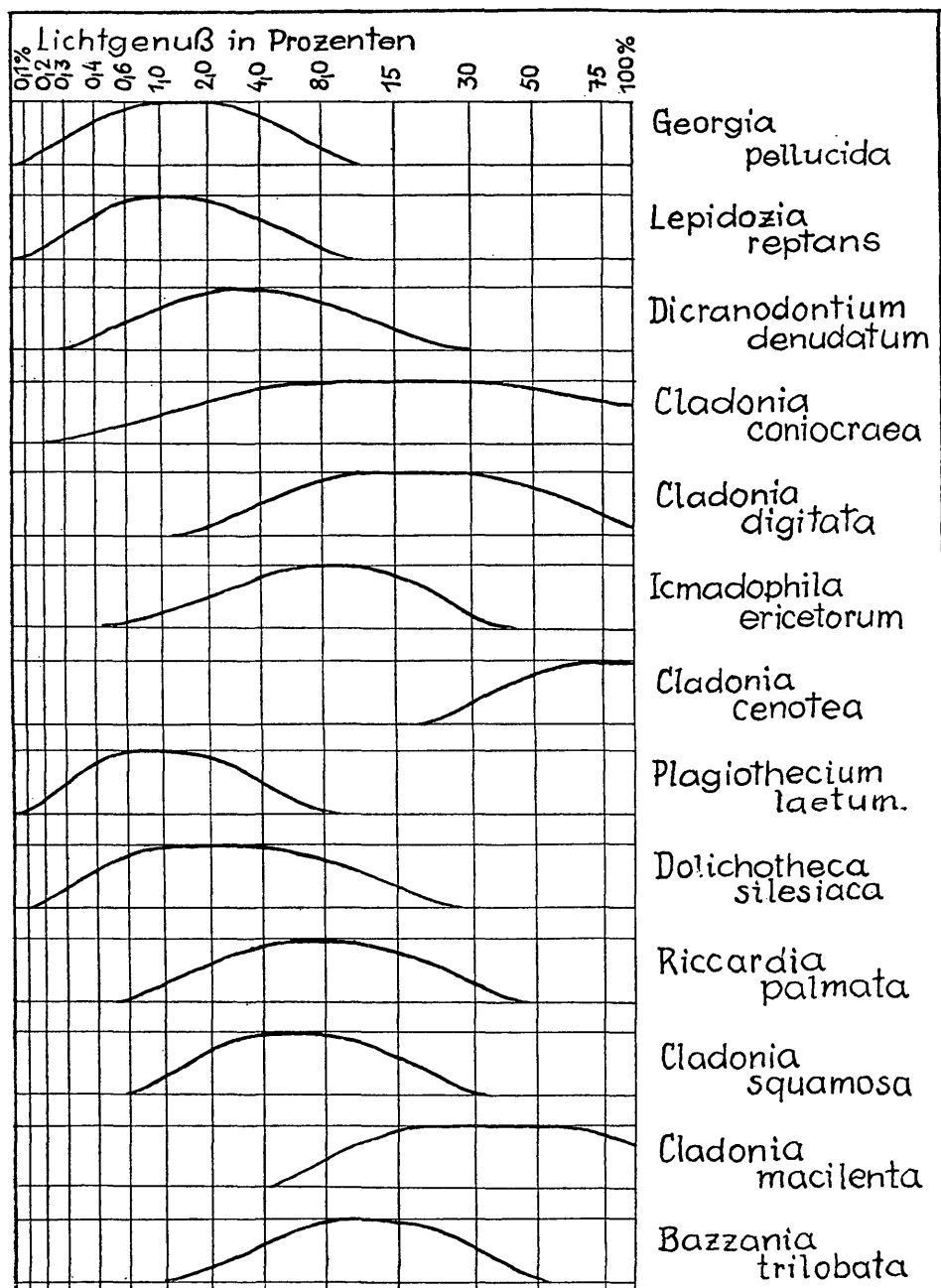


Abb. 7: Abhängigkeit der wichtigsten gesellschaftsbildenden Moose und Flechten von der Lichtintensität.

Eine ähnliche Reihe könnte man für die Besiedler der Tot- und Morschholzstümpfe aufstellen. Die Verhältnisse liegen hier wesentlich einfacher, weil ja zunächst nur die Schnittfläche neu besiedelt wird.

Das Wasser

Der Wasserhaushalt einer Pflanzengesellschaft wird durch Wasseraufnahme und -abgabe bestimmt. Beide sind vom Standort abhängig.

Das Wasserangebot richtet sich bei den Moosen und Flechten, die ja (mit wenigen Ausnahmen) ihren Wasserbedarf durch Aufnahme mit oberirdischen Organen decken, nach der Menge des anfallenden Niederschlags, bei den Pilzen und Wurzeln (Phanerogamen, Gefäßkryptogamen) auch nach der Fähigkeit des Substrates, Wasser zu speichern. Da das Holz mit zunehmendem Zersetzungsgrad mehr Wasser aufnehmen kann, ändern sich diese Verhältnisse in einer für den Pflanzenwuchs günstigen Weise.

Die Wasserabgabe richtet sich nach der Temperatur, den Windverhältnissen und der Sättigung der Luft mit Wasserdampf. Freie Lage, starke Besonnung und Mangel an höherer grüner Vegetation der Milieugesellschaft begünstigen sie, bedeuten also höheren Wasserverlust. Umgekehrt schafft eine üppige Vegetation in vielfacher Hinsicht solche Bedingungen, die den Wasserverlust durch Verdunstung hemmen (starke Beschattung, höhere Luftfeuchtigkeit). Auf die Tatsache, daß die Gesellschaftsentwicklung auf den Stümpfen der Kahlschläge von xerophilen über mesophile zu hygrophilen Pflanzenvereinen führt, wird weiter unten noch hingewiesen.

Die Azidität

Die Zersetzung des Holzes geht mit einer Erhöhung der Azidität einher. Im allgemeinen steigt diese sehr bald nach der Schlagerung des Stammes und dem Austrocknen des Holzes steil an und erreicht im Stadium des Morsch- und Moderholzes ihren Höhepunkt. Im Maximum erreicht sie Werte, die denen stark sauren Torfes entsprechen.

Bei der Beurteilung ihrer Bedeutung für die Gesellschaftsbildung muß man zwischen Wurzeln und Pilzen einerseits und Moosen und Flechten andererseits unterscheiden. Während jene das Substrat durchdringen, also in innigem Kontakt mit ihm stehen, ist die Verbindung älterer Moos- und Flechtenrasen mit dem Moderholz mehr eine indirekte. Diese sitzen ja vielfach nicht eigentlich auf der Unterlage selbst, sondern auf den unteren, abgestorbenen Teilen ihres Rasens. Jene decken ihren Wasserbedarf aus dem Substrat selbst, nehmen also relativ stark saure Lösungen auf; diese zum größten Teil aus dem anfallenden Niederschlagswasser, das, soweit es direkt anfällt, neutral reagiert, soweit es von der Baumrinde herabtropft, schwach sauer ist.

Bei der Bestimmung des pH-Wertes wurde jahrelang nach der kolorimetrischen Methode verfahren. Da diese Resultate wenig genau sind, habe ich mich in den letzten Monaten zur Anschaffung eines elektrometrischen Meß-

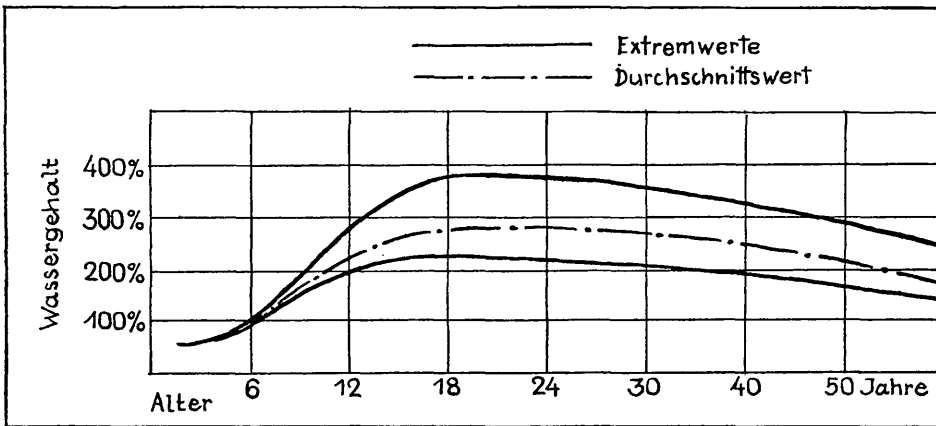


Abb. 8: Die Wasseraufnahme des Holzes der Fichtenstümpfe im Laufe ihres Alters (Wassergehalt in Gewichtsprozenten).

instrumentes entschlossen. Es steht mir erst seit einigen Wochen zur Verfügung. Daher müssen die Serienuntersuchungen dieser Art fortgesetzt werden. Ihre Ergebnisse sollen bei einer späteren Veröffentlichung Berücksichtigung finden.

Baumstumpfgesellschaften

Der Baumstumpf besteht nach seiner Entstehung, also nach Fällung des Baumes, aus einer völlig vegetationslosen Schnittfläche und der mit der Epiphytengesellschaft bewachsenen Seitenfläche. Im Extremfall ergeben sich vier Möglichkeiten der Besiedlung: 1. Die bisherige Epiphytengesellschaft bzw. eine Auslese daraus schreitet vor und erobert die vegetationslosen Flächen. 2. Die bodenbewohnende Milieugesellschaft steigt am Baumstumpf empor und überwächst ihn. 3. Der Stumpf, vor allem seine vegetationslose Schnittfläche, später auch seine Seitenfläche, werden von einer neuen Pflanzengesellschaft besiedelt. 4. Der Stumpf bleibt infolge ungünstiger Daseinsbedingungen vegetationslos, d. h. es erfolgt keine Ansiedlung höherer Pflanzen. Die Möglichkeit 2 tritt sehr häufig bei Mischwaldbetrieb in Wäldern mit sehr üppig wuchernder Bodenvegetation ein, z. B. bei Stümpfen inmitten sehr kräftig entwickelter Sphagnum-, Carex- oder Gramineenrasen. Am häufigsten treten die Fälle 1 und 3 ein. Zwischen diesen 4 Möglichkeiten kommen alle erdenklichen Übergänge vor.

Bei Neubesiedlung treten die Arten in bestimmter Reihenfolge auf; es besteht also eine sehr deutliche Sukzession. Diese hat ihre Ursache in der Verschiedenheit der ökologischen Ansprüche der einzelnen Arten. Euryözische Arten können auch in dieser Sukzession eine lange Zeitspanne einnehmen bzw. in verschiedenen Zersetzungsstadien auftreten, unter den Moosen z. B. *Hypnum cupressiforme*, von den Pilzen die *Nematoloma*-Arten.

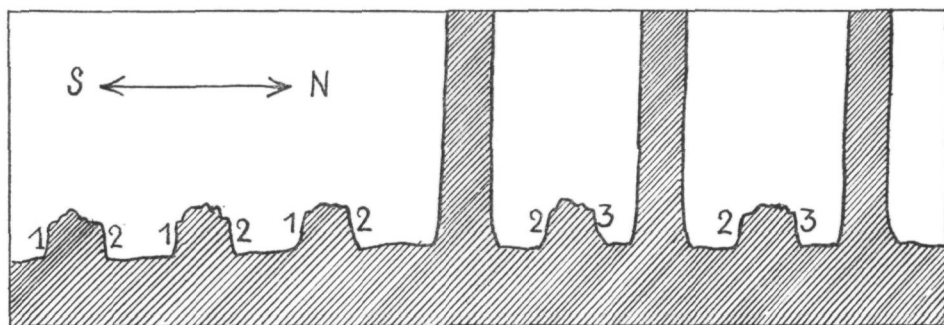
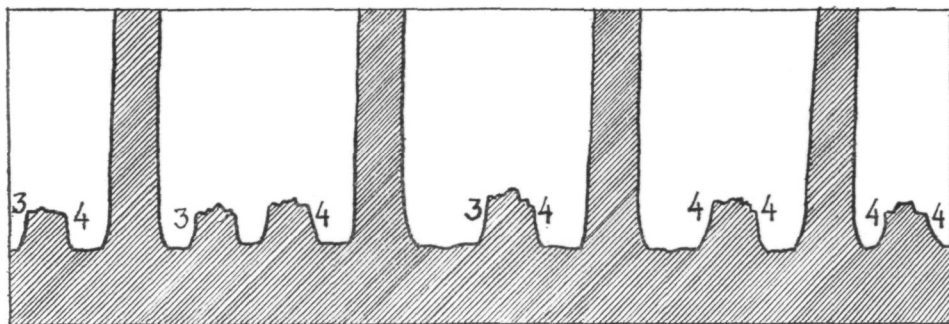


Abb. 9: Verteilung von Moos- und Flechtengesellschaften auf modrigen Stümpfen beim Übergang von sonniger zu schattiger Lage. Aufnahme: Redlthal, August 1966, stark schematisiert, Horizontallängen stark verkürzt. 1=Assoziation von *Cladonia cenotea*, *C. macilentia*, *C. ochrochlora*, *C. coniocraea*; 2 = Ass. von *Cladonia digitata*, *C. squamosa*, *Icmadophila ericetorum*, *Orthodicranum montanum*, *O. flagellare*; 3 = Ass. von *Dicranodontium denudatum*, *Georgia pellucida* c. frct., *Cladonia coniocraea*; 4 = Ass. von *Georgia pellucida* und *Lepidozia reptans*.

Die immer wiederkehrenden Kombinationen bestimmter Arten müssen als Pflanzengesellschaften angesehen werden. Herzog schlägt vor, alle Moosvereine als Phasen bzw. Facies einer einzigen Moosgesellschaft zu betrachten; Philippi beschreibt eine ganze Anzahl von Moosgesellschaften seiner Beobachtungsgebiete. Der gegenwärtigen engeren Auffassung des Assoziations- bzw. Soziationsbegriffes Rechnung tragend, wird in der vorliegenden Arbeit das Vorhandensein bzw. eine Folge mehrerer baumstumpfbewohnender Kryptogamengesellschaften angenommen, die Totholzgesellschaften werden also von den Moderholzgesellschaften getrennt.

Besonders die ersten Besiedlergesellschaften der Baumstümpfe haben eine sehr kurze Zeitspanne ihres Bestehens. Das trifft zwar auch anderwärts zu, z. B. bei den Schlagpflanzen. Die Folge davon ist, daß sie nicht recht in einen ausgewogenen Gleichgewichtszustand kommen. Daher sind, wo nicht ganz spezielle Bedingungen bestehen, Gesellschaftsmischungen sehr häufig. Die Baumstumpfgesellschaften haben mit allen anderen Totholzgesellschaften gemeinsam, daß sie kein Klimaxstadium besitzen. Denn im Endzustand ist das Substrat eben nicht mehr vorhanden.

Auf den Stümpfen in Kahlschlägen vollzieht sich die Sukzession meistens so, daß zuerst Pilzgesellschaften (meistens solche von Polyporazeen) auftreten, denen sehr bald Moos- und Flechtengesellschaften folgen. Zuletzt treten in diese auch Blütenpflanzen ein. Im Inneren der Wälder beginnt die Besiedlung öfter mit Moosen, erst später finden sich Pilze und Flechten ein. In den Pilzgesellschaften treten mit zunehmender Alterung des Holzes immer mehr weichfleischige Arten auf. Während die ersten Besiedlervereine deutliche Beziehungen zu den Gesellschaften parasitischer Pilze haben, besteht bei den Endgesellschaften bzw. -phasen eine Verwandtschaft zu den Waldboden-



gesellschaften. Es besteht die Tendenz, zu den Bodengesellschaften zurückzukehren, denen der Baum in seinen ersten Jugendstadien angehört hat. Im Sinne von Gams müssen die Baumstumpfgesellschaften bis zu einem gewissen Grade als regressive Pflanzengesellschaften angesehen werden.

Die Darstellung von Baumstumpfgesellschaften

Die Vegetation auf Baumstümpfen steht in innigen Beziehungen zu dem vorangegangenen Epiphytenbewuchs des betreffenden Baumes bzw. zu der das Milieu bildenden, gleichzeitig vorhandenen Bodenvegetation. Für diese wird in dieser Arbeit die Bezeichnung *Milieugesellschaft* bzw. *Perisoziation* verwendet. Zu beiden steht die Baumstumpfgesellschaft im Abhängigkeitsverhältnis. Sie müssen bei der Beurteilung und Darstellung der Vegetation auf Stümpfen berücksichtigt werden.

Umgekehrt übt auch der Baumstumpf, vor allem in den letzten Stadien seiner Existenz, einen Einfluß auf den umliegenden Boden und auf seine Pflanzengesellschaft, die Perisoziation, aus. Dieser besteht vor allem bei stark sauren Nadelholz-Moderstümpfen darin, daß Lösungen und Moderpartikel an den umgebenden Boden abgegeben werden und daß die Baumstumpfgesellschaft auf diesen übergreift. Im *Bazzanio-Picetum* hat ein großer Teil der *Bazzania*-Rasen ursprünglich auf Holz gesiedelt, das mit der Zeit zu Rohhumus vermodert ist. In vielen Wäldern über Kalkboden kann man feststellen, daß säureliebende Arten (*Vaccinium myrtilloides*, *Polytrichum formosum*, *Bazzania trilobata*, *Dicranum scoparium*, *Hylocomium splendens*) fast ausschließlich um modernde Stümpfe wachsen. Aber auch in anderen Waldtypen ist die Pflanzengesellschaft, die an der Stelle eines völlig vermoderten und bereits verschwundenen Baumstumpfes siedelt, meistens merklich stärker azidophil als die normale Waldbodengesellschaft.

Mit den Epiphytengesellschaften und mit felsblockbesiedelnden Pflanzengemeinschaften haben die Baumstumpfgesellschaften gemeinsam, daß sie kein geschlossenes Siedlungsgebiet bewohnen, sondern in Einzelsiedlungen zer-

fallen. Diejenigen Teile der Stümpfe, die gleichen ökologischen Bedingungen ausgesetzt sind, bilden die Elemente des Siedlungsbezirkes einer solchen Pflanzengesellschaft. In den Gesellschaftslisten wurden in je eine Vertikalspalte nur die Arten einer Einzelsiedlung aufgenommen.

Eine Trennung der grünen Kryptogamengesellschaften in Moos- und Flechtenvereine ist in vielen Fällen nicht möglich und auch nicht richtig. Mehrere Flechtenarten (z. B. *Cladonia digitata*, *C. coniocraea*, *C. squamosa*) finden sich regelmäßig in bestimmten Moosgesellschaften, umgekehrt sind einige Moosarten (*Ptilidium pulcherrimum*, *Orthodicranum montanum*) charakteristisch für Flechtengesellschaften. In gewissen Lagen treten regelmäßig Mischgesellschaften aus Moosen und Flechten auf. Gesellschaften von Moosen folgen auf solche von Flechten und umgekehrt. Dies alles spricht für eine Äquivalenz von Moosen und Flechten, zumindest innerhalb gewisser Artenkombinationen. Dieser Tatsache wird in der vorliegenden Arbeit Ausdruck verliehen, indem Moose und Flechten als gleichwertige Elemente gemeinsam in die Artenlisten aufgenommen werden. Die Trennung in Moos- und Flechtengesellschaften ist eine graduelle, nicht eine prinzipielle.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Pilzen. Ein Teil der holzbewohnenden Pilze, also auch der baumstumpfbewohnenden Pilze, ist holzartgebunden (für die Moose und Flechten trifft dies gewöhnlich nicht zu). Die Grenzen der Pilzgesellschaften müssen sich daher mit denen der Moose und Flechten überschneiden. Es findet keine gegenseitige Verdrängung, keine Ablöse von Pilzen einerseits, von Moosen andererseits, statt, sondern eine Überschiebung beider Gesellschaften. Das sind Anhaltspunkte dafür, daß es sich um ungleichwertige Gesellschaften handelt. Soweit die Pilze Moosbegleiter sind, können sie den betreffenden Moosgesellschaften zugezählt werden. Bei holzartindifferenten Saprophyten kann dieses Verfahren ebenfalls angewendet werden. In den meisten Fällen wird man jedoch die Artenkombinationen auf Baumstümpfen als eigene Pilzgesellschaften auffassen müssen. Auf die Überschiebung mit bestimmten Moos- und Flechtengesellschaften ist hinzuweisen.

Über die Schwierigkeit, Pilzgesellschaften zahlenmäßig zu erfassen, sind sich alle Pilzsoziologen einig. Diese besteht darin, daß sich die Myzelien der direkten Beobachtung entziehen, ja, daß diese in den meisten Fällen auf ihre Artzugehörigkeit gar nicht diagnostiziert werden können. Daß auf einem Baumstumpf keine Fruchtkörper gefunden werden, bedeutet nicht, daß keine Myzelien von Großpilzen vorhanden sind. Die Fruktifikation kann übersehen worden sein oder der Pilz schreitet aus irgendwelchen Gründen nicht zur Fruchtkörperbildung. Auf keinem anderen Gebiet der Pflanzensoziologie ist die Dauerbeobachtung so wichtig wie bei den Pilzen. Vom Versuch, Abundanzwerte anzugeben, wurde völlig abgesehen, da in dieser Beziehung noch größere Schwierigkeiten bestehen als bei den Bodenbewohnern. Stellt

doch — wie oben bereits erwähnt — der Baumstumpf gar keinen einheitlichen Standort dar. In Übereinstimmung mit seiner offensichtlichen morphologischen Uneinheitlichkeit läßt sich am Pilzbewuchs immer wieder feststellen, daß gewisse Stellen von bestimmten Arten vorgezogen werden: *Osmoporus odoratus* wächst am häufigsten auf der Scheitelfläche, *Fomitopsis annosa* an den basalen Teilen, *Oudemansiella platyphylla* an den auslaufenden Wurzeln.

	<i>Pinus silvestris</i>	<i>Pinus mugo</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Larix decidua</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Abies alba</i>	<i>Betula verrucosa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Carpinus</i>	<i>Acer pseudoplatanus</i>	<i>Ulmus montana</i>	<i>Aesculus</i>	<i>Fraxinus</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Pirus communis</i>	<i>Salix sp. div.</i>	<i>Alnus glutinosa</i>
1 <i>Gloeoporus amorphus</i>	2	2			1												
2 <i>Lentinus gallicus</i>	2																
3 <i>Lentinus lepideus</i>				3													
4 <i>Fomitopsis annosus</i>			1	2	3												
5 <i>Tyromyces caesius</i>					3	2		1		1							
6 „ <i>stipticus</i>					2												
7 „ <i>fragilis</i>					1												
8 <i>Osmoporus odoratus</i>					3	3											
9 <i>Corirolellus serialis</i>					1	1											
10 <i>Hirschioporus abietinus</i>	1				1												
11 <i>Fomitopsis pinicola</i>				1	2	2		1		1					1		
12 <i>Ganoderma applanatum</i>				1	1			3	1	1			1	1			
13 <i>Fomes fomentarius</i>							1	3									1
14 <i>Trametes versicolor</i>					1	1	2	3	3	3	2	1	1	3		1	1
15 „ <i>betulina</i>							2	3	2					3		1	
16 „ <i>hirsuta</i>							3	3	3							2	
17 <i>Bjerkandera adusta</i>					1	1	2	3	3	3				3			
18 <i>Trametes gibbosa</i>							2		1			1					
19 <i>Ganoderma lucida</i>							1							1			
20 <i>Pynoporus cinnabarinus</i>							1										
21 <i>Trametes confragosa</i>																2	1
22 „ <i>quercina</i>														3			
23 <i>Auricularia mesenterica</i>								2		1	1			2	1		
24 <i>Trametes unicolor</i>							1	1	1	1		1	1	1			
25 <i>Stereum hirsutum</i>							2	1						1			
26 <i>Schizophyllum commune</i>				2	1		1	3	2	2	1	1	1	3			

Liste 1: Pilzarten und die von ihnen besiedelten Holzarten. Frequenz: 1 = ab und zu; 2 = mäßig häufig; 3 = sehr häufig.

Oft beobachtet man, daß ein Baumstumpf von einer einzigen Pilzart besiedelt wird, ein unter gleichen Umweltbedingungen stehender gleichartiger zweiter von einer einzigen anderen Art. Die Frage ist nun, ob beide Pilzarten auf Grund der ökologischen Gleichheit der Standorte auch der gleichen Pilzgesellschaft zugerechnet werden sollen. Zur Klärung dieser Angelegenheit sei vorerst auf einige Fragen der allgemeinen Pflanzensoziologie eingegangen.

Die einzelnen Arten einer beliebigen Pflanzengesellschaft wachsen entweder in einem homogenen Mischrasen oder in mosaikartig zusammengestellten Einartrasen. Letztgenannte Siedlungsform, die sich besonders bei Arten mit hoher Soziabilität findet, trifft sehr oft auf die Pilze zu. Eine zusammenhängende Buchenfallaubdecke oder Nadelstreuschichte wird z. B. von einem ziemlich großflächigen Mosaik nebeneinander lebender Myzelien durchzogen, die zusammen eine Pilzgesellschaft bilden. Der Siedlungsbezirk einer solchen Assoziation ist im Stadium der Fruktifikation deutlich erkennbar, seine Grenzen sind durch das Aufhören dieser ziemlich konstanten Artenkombination bzw. durch das Auftreten von Kombinationen anderer Arten festgelegt. Auch die Betrachtung des Standortes aus ökologischer Sicht gibt sehr deutliche Anhaltspunkte zur Abgrenzung des Siedlungsbezirkes einer Assoziation. Denn wo die Buchenlaubsschichte aufhört, muß zwangsläufig auch die Buchenlaub-Saprophytengesellschaft ihre Grenzen haben. Bei den baumstumpfbewohnenden Pilzgesellschaften projiziert sich nun (ebenso wie bei stambewohnenden Parasiten, Epiphyten u. dgl.) der Siedlungsbezirk nicht als zusammenhängende Fläche. Er ist in zahlreiche Elemente zerlegt, auf die einzelnen Baumstümpfe bzw. deren äquivalente Teile aufgelöst. Der gewöhnlich ziemlich großflächige Mosaikcharakter der Pilzgesellschaften führt dazu, daß sich die einzelnen Arten einer Assoziation auf verschiedene Stümpfe verteilen müssen, weil ein einziger für alle Arten gar nicht Platz bietet. Fast immer sind es nur verschiedene Kombinationen bestimmter Arten, die auf ökologisch gleichwertigen Stümpfen auftreten. Die folgende Liste zeigt die Vergesellschaftung von 16 Pilzarten auf 15 Buchenstümpfen eines standörtlich recht einheitlichen Kahlschlages am W-Abhang des Wachtberges bei Weyregg am Attersee. Das Alter der Stümpfe betrug 3 bis 5 Jahre.

	Stumpf no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	<i>Trametes versicolor</i>							•	•		•	•		•	•	•
2	<i>Bjerkandera adusta</i>		•		•		•							•	•	•
3	<i>Trametes betulina</i>			•	•			•		•						
4	<i>Trametes hirsuta</i>					•		•	•			•				
5	<i>Panus stipticus</i>				•					•	•					
6	<i>Auricularia mesenterica</i>			•								•			•	•
7	<i>Panus rudis</i>						•							•		
8	<i>Gloeophyllum trabeum</i>										•		•	•		
9	<i>Schizophyllum commune</i>					•			•							
10	<i>Trametes unicolor</i>		•													•
11	<i>Trametes gibbosa</i>				•									•		
12	<i>Panus conchatus</i>													•		
13	<i>Stereum hirsutum</i>										•					
14	<i>Pycnoporus cinnabarinus</i>											•				
15	<i>Polyporus varius</i>					•										
16	<i>Pluteus cinereus</i>		•													

Liste 2. Das *Trametetum versicoloris*. Verteilung von 16 Pilzarten auf 15 Stümpfe

Bei der Aufstellung von Pilzgesellschaften wurden einerseits die ökologischen Verhältnisse, anderseits die Vergesellschaftungen der einzelnen Arten berücksichtigt. Wenn zwei Arten auf einem und demselben Stumpf wachsen, stehen sie in direkter, wenn sie auf zwei benachbarte bzw. auf gleichartige, unter gleichen ökologischen Bedingungen stehende Stümpfe verteilt sind, befinden sie sich in indirekter Kombination. Einige Pilzarten wurden auf Grund sehr häufiger indirekter Assoziierung in einer Pilzgesellschaft vereinigt, z. B. *Hydropus marginellus* und *Xeromphalina campanella*.

Da der Analogieschluß vom Biotop auf die Pilzgesellschaft in unzähligen Malen eine Bestätigung fand, wurde besonders in den pilzsoziologischen Kapiteln dem ökologischen Moment mehr Bedeutung eingeräumt. Holzart im weiteren oder weitesten Sinne, Zersetzungsgrad, Licht- und Feuchtigkeitsverhältnisse sind diejenigen Faktoren, die auslesend aus den zahllosen Sporenanflügen eine Pilzgesellschaft zustande kommen lassen.

Die Pilzarten treten in einer sehr deutlichen Reihenfolge auf. Diese Subzession hat ihre Ursache im Zustand des Nährholzes sowie in den mikroklimatischen Lebensbedingungen nach der Schlägerung. Daher treten zuerst lichtbedürftigere holzartgebundene Pilze auf. Es kommt zur Bildung einer Initialphase, die sich vor allem auf Kahlschlägen, in schütterten Hangwäldern mit starker seitlicher Lichteinstrahlung oder ähnlichen lockeren Beständen ausprägt. Holzige, korkige oder lederige Arten, also Xerophyten, herrschen vor, z. B. verschiedene *Trameten* und *Schizophyllum*. In der nun folgenden Sukzession bestehen Beziehungen zwischen dem Zeitpunkt der Besiedlung, also dem Alter des Stumpfes, einerseits und der Verträglichkeit für Schatten und Feuchtigkeit anderseits. Die Gesellschaften bzw. Gesellschaftsphasen werden immer mehr hygrophil. Die schatten- und feuchtigkeitsbedürftigen Pilzarten treten am spätesten auf und halten am längsten auf dem Stumpf aus, oft bis ins Stadium der Vermoderung, z. B. *Trametes gibbosa*, *Osmoporus odoratus*, *Fomitopsis annosa*. Die Zahl der weichfleischigen Arten nimmt zu, besonders die vielen zarten *Mycena*- und *Omphalia*-Arten treten erst spät auf, weil das Moderholz mehr Wasser speichern kann und die Milieugesellschaft um diese Zeit mehr Schatten gibt. Viele holzartgebundene Spezialisten bleiben bis ins Finalstadium erhalten, einige kommen noch im Moderstadium dazu. Die Zahl der Alleszehrer nimmt nur deshalb mit fortschreitender Holzzersetzung zu, weil immer mehr Bodenpilze in die Stumpfgesellschaft eintreten.

Die baumstumpfbewohnenden Pilzgesellschaften gehören zur Klasse der epixylen Mykoassoziationen. Hier stehen sie zusammen mit Pilzgesellschaften an lebenden Bäumen, an stehenden oder liegenden Baumleichen, an liegenden Ästen und Zweigen sowie an toten krautigen Stengeln. Eine scharfe Grenze gegenüber den Gesellschaften parasitierender Pilze besteht nicht, da einige Arten, die schon vor der Schlägerung parasitisch auf dem Baume ge-

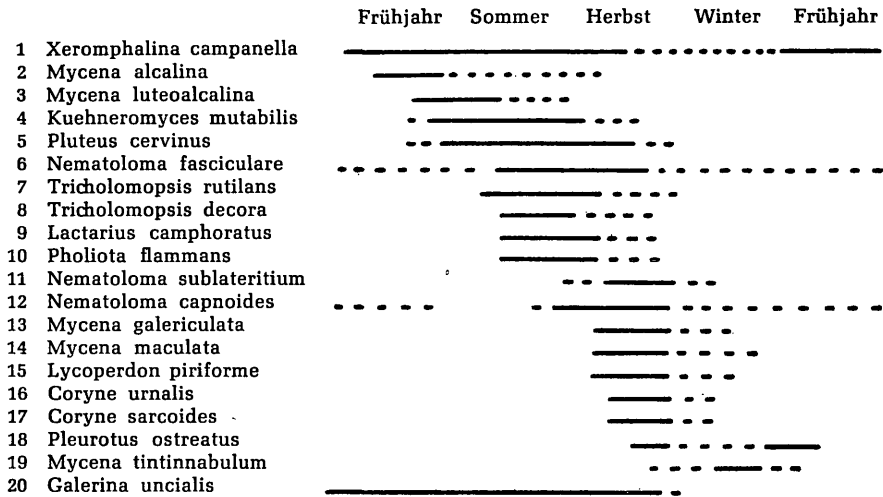
lebt haben, sich nachher von dem Stumpfe saprophytisch ernähren. Der Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*) dringt meistens von oben her in den Bereich des späteren Stumpfes vor, auf dem er nachher noch eine Zeitlang Fruchtkörper bildet. Hallimasch (*Armillariella mellea*) und Wurzelschwamm (*Fomitopsis annosa*) befallen die Bäume — meistens Fichten — gewöhnlich von der Wurzel her; die letztgenannte Art vor allem da, wo ehemalige Eichen-, Buchenwaldböden oder baumfreies Heideland mit Fichten aufgeforstet wurde. An kernhohlen Stümpfen fruchtet er sehr oft.

Die Vegetation auf Baumstümpfen ist an sich mehrschichtig. Flechten und Moose bilden eine ziemlich niedere Boden-, die Myzelien eine „unterirdische“ Pilzschichte. Die einzelnen Gesellschaften sind jedoch einschichtig. In der Überlagerung der einzelnen Flechten-, Moos- und Pilzgesellschaften findet man Unterschiede gegenüber der oft ganz ähnlich zusammengesetzten Vegetation auf anderen Unterlagen. Das auf Moderholz siedelnde *Georgietum pellucidae* überschichtet die Pilzgesellschaft des *Caloceretum viscosae*, das Torfwände besiedelnde eine ganz andere Pilzgesellschaft, in der die Pilze *Omphalia umbellifera*, *Nematoloma uda* etc. eine wichtige Rolle spielen. Das auf Gestein vorkommende *Georgietum* wird von keiner eigenen Pilzgesellschaft begleitet, deren Myzelien in das Substrat eindringen. Ihm gehören lediglich die bryophilen Pilze an, die in allen Georgia-Rasen vorkommen: *Galerina uncialis*, *Mycena fibula*.

Fruktifikationsperioden, Aspektfolgen

Während sich der jahreszeitlich bedingte Wechsel von Ruhe-, Vegetations- und Fruktifikationsperioden bei den aus Moosen und Flechten gebildeten Pflanzengesellschaften nur wenig äußert, ändern die Pilzgesellschaften, vor allem die aus fleischigen kurzlebigen Arten gebildeten, im Laufe eines Jahres mehrmals ihr Aussehen. Im Gegensatz zu den Moos- und Flechtengesellschaften kommt es zu einer sehr deutlichen Aspektbildung. Diese ist zwar weniger auffallend als bei den Bodenpilzen, da eben eine große Artenzahl ausdauernde oder wenigstens langlebige Fruchtkörper hervorbringt. Dagegen verteilen sich die Fruktifikationsperioden nahezu über das ganze Jahr. Eine verhältnismäßig große Zahl baumstumpfbewohnender Pilze fruchtet auch in den pilzarmen Jahreszeiten.

Auf modrigen Laubholzstümpfen erscheint bereits im Winter *Mycena tininnabulum*, auf Nadelholzstümpfen gleich nach der Schneeschmelze *Xeromphalina campanella*. Als hygrophile Art nützt *Xeromphalina* die um diese Zeit immer vorhandene Feuchtigkeit aus. Sie fruchtet während des ganzen Frühjahres, auch noch im Sommer und Herbst. In sehr dunklen Stangenhölzern konnte ich eine deutliche Verzögerung im Eintreten der Fruktifikationsperiode beobachten. Im April 1965, der auf einen lange anhaltenden und schneereichen Winter gefolgt ist, waren in manchen Wäldern (Koglberg und Lich-



Liste 3: Die Fruktifikationsperioden fleischiger Pilze auf Baumstümpfen. Die punktierten Linien bedeuten fallweises Auftreten, die durchlaufenden Linien die Hauptfruktifikation.

tenberg bei St. Georgen i. Attg.) 80 bis 90 Prozent der modrigen Nadelholzstümpfe dicht mit diesem Pilz bewachsen. Im feucht-milden Winter 1965–66 ist *Xeromphalina campanella* bereits im Februar erschienen und hat bis in den Dezember immer wieder gefruchtet. An vielen dieser Stümpfe ist sie nur einmal aufgetreten. Auf manchen, die im Frühjahr keine Glockennabelinge getragen haben, sind sie im Sommer gekommen. In mehreren Fällen hat ein und derselbe Stumpf auch zwei- oder dreimal Fruchtkörper dieses Pilzes hervorgebracht, erstmals im zeitlichen Frühjahr und dann noch einmal im Herbst und im Winter. — Der *Xeromphalina*-Aspekt liegt in den meisten Fällen im Frühjahr, in den hochgelegenen Lärchenwäldern der Alpen im Frühsommer.

Anfang Mai erscheint auf modrigen Nadelholzstümpfen *Mycena alcalina*. Ihre Fruktifikationsperiode dauert gewöhnlich nur wenige Wochen. Nach ihrem Verschwinden kommt *Mycena luteoalcalina*, die dann bis in den Sommer aushält. *Hydropus marginellus* fruchtet ebenfalls im Juli und August, oft zur selben Zeit, da auf dem Waldboden außer *Collybia confluens* und *Oudemansiella radicata* fast keine Pilze wachsen. Der Spätsommer und der Herbst bringen artenreiche Aspekte, die im November oder Dezember die Pilzvegetation des Jahres abschließen.

Diese normale Folge wird oft durch ungünstige Witterungsverhältnisse gestört. Manche Aspekte fallen aus, andere werden zeitlich verlagert. Selbst Verschiebungen auf das nächste Jahr kommen vor. Manchmal treten diese verlagerten Aspekte dann in abgeschwächtem Ausmaß auf. Im feuchtwarmen

Juli 1960 ist auf Baumstümpfen eine Unmenge verschiedener Pilze aufgetreten, besonders solcher des Spätherbstes, die der Pilzvegetation auf dem Erdboden deutlich voraneilen. Damit wurde die totale Pilzarmut des Herbstes 1959 kompensiert. Es hat sich um den auf das folgende Jahr verlagerten artenreichen Spätherbstaspekt gehandelt. In seiner nächsten normalen Periode, dem Spätherbst 1960, ist er dann bedeutend spärlicher ausgefallen. Die Myzelien waren eben noch erschöpft. Der Sommer 1966 (Mitte Juli bis Anfang August) hat einen sehr abgeschwächten artenreichen Pilzaspekt gebracht. Auch dieser war wohl der teilweise verlagerte Spätherbstaspekt des Vorjahres, da er zahlreiche Arten enthielt, die normalerweise erst im Oktober erscheinen. Im allgemeinen reagieren jedoch die baumstumpfbewohnenden Pilzarten – auch die weichfleischigen – weniger rasch auf das Eintreten ungünstiger Witterungsbedingungen als die bodenbewohnenden.

Totholz-Moosgesellschaften

a) Das *Lophocoleetum heterophyllae*

Gesellschaftsansprüche: Azidiphil, skiophil, hygrophil.
± feste und ziemlich glatte Substratflächen vorziehend.

Lebensformen: Zarte Klein- und Kleinstmoose, vor allem plagiotrope Leber- und Laubmoose.

Biotop: Die typische Assoziation siedelt auf der Schnittfläche von Stümpfen im Totholz- und im ersten Morschholzstadium. Am besten ausgebildet ist sie in Fichten-, Tannen- oder Laub-Nadelholzmischwäldern in N- oder E-Exposition. Föhren- und Lärchenwälder sind ihr im allgemeinen zu hell und daher auch zu trocken; hier findet sie sich gewöhnlich nur in Gesellschaftsrudimenten. Im halbschattigen, hochstaudenreichen Milieu siedelt sie gerne auf den mehr beschatteten Seitenflächen.

Gesellschaftsentwicklung: Vom 2. bis 4. Jahr des Bestehens der Stümpfe an siedeln sich zunächst *Lophocolea heterophylla* und der Ubiquist *Mnium punctatum* in insel- oder ringförmigen Rasen an, zunächst oft auf der Schnittfläche im Bereich des Splintholzes. Die letztgenannte Art bildet mit ihren olivbraunen Vorkeimen anfangs filzige Überzüge, aus denen dann auch die Moospflanzen sprossen. Später kommen *Riccardia palmata*, *Cephalozia*-Arten (im Gebiete vor allem *C. media* und *C. reclusa*) und *Brachythecien* dazu. In dieser Optimalphase ist die Gesellschaft etwas artenreicher. *Nowellia curvifolia* tritt besonders in der Endphase hervor und leitet zu den Folgegesellschaften über. *Dolichotheca silesiaca* und *Hypnum cupressiforme* gehören als Ordnungscharakterarten mit sehr weiter ökologischer Amplitude nicht nur allen Phasen, sondern auch anderen Assoziationen an. Daß die einförmigen *Hypnum-cupressiforme*-Rasen, die das *Lophocoleetum* zuletzt

oft ablösen, als die der Artenzahl nach völlig verarmte Endphase unserer Gesellschaft anzusehen sind, wird in Abschnitt c auf Seite 216 besprochen. Ansonsten erfolgt eine Ablöse durch das Georgietum pellucidae oder bereits durch die der Bodengesellschaft nahe verwandte Adaptionsgesellschaft. Nachdem sich die Rinde abgelöst hat, wiederholt sich diese Gesellschaftsentwicklung nicht selten auf der Seitenfläche. Das Einbrechen des Kambiumsplintes setzt ihr hier oft ein vorzeitiges Ende.

Artenliste:

Lophocolea heterophylla
Riccardia palmata
Mnium punctatum

Cephalozia media
" reclusa
Nowellia curvifolia

Hypnum cupressiforme
Dolichotheca silesiaca

Bemerkungen. Das Lophocoleetum heterophyllae überschichtet in schattiger Lage eine Pilzgesellschaft, die durch Fomitopsis annosa, Nematoloma-Arten, Hymenochaete fuliginosa etc., in hellerer durch Osmoporus odoratus, Fomitopsis pinicola u. a. vertreten wird.

Die kurze Daseinsdauer dieser Gesellschaft darf nicht dazu verleiten, sie als Initialphase der Georgia-Assoziation aufzufassen. Sie ist zwar artenarm, doch ist die Unterlage, auf der sie siedelt, in bezug auf Konsistenz und Lage ganz anders. Allein schon die Verschiedenheit der Arten und ihrer Lebensformen sowie die Tatsache, daß sie auf der Scheitelfläche zu einer an Wurzeln reichen Pflanzengesellschaft und gewöhnlich nicht zum Georgietum überleitet, rechtfertigen die Annahme einer eigenen Assoziation.

b) Das Lophocoleetum heterophyllae subass. brachythecietosum

Gesellschaftsansprüche: Azidiphil, hemiskiophil, hygrophil, ± festes Substrat und waagrechte bzw. wenig geneigte Flächen weitaus vorziehend, mäßig trockenheitsresistent.

Lebensformen: Plagiotrope Laubmoose, meistens untermischt mit Formen der Hauptassoziation.

Biotop: Auf der Schnittfläche fester, meist noch berindeter Stümpfe von Nadel- und Laubhölzern. Auf kleineren, teilweise beschatteten Lichtungen, auf Kahlschlägen im Bereich des Schattens der Randbäume, an n-exponierten Waldrändern, in dem bereits schattigen Himbeerschlagstadium der Kahlschläge.

Gesellschaftsentwicklung: Brachythecium salebrosum siedelt sich meistens in inselartigen Rasen auf der Schnittfläche im Bereiche des Splintholzes an. Hypnum cupressiforme wächst gewöhnlich von den Seitenflächen herauf, auf denen es schon vor der Schlägerung vorhanden war. Nach einigen Jahren bildet sich ein dichter, geschlossener Teppich, in dem sich

etwas erdiger Detritus sammelt. Unter ihm, also zwischen Holz und Moosrasen, können Pilzmyzelien (*Armillariella mellea*) und die unterirdischen Organe von Phanerogamen (Wurzeln, Kriechsprosse) leben. *Hypnum cupressiforme* hält sich bedeutend länger als *Brachythecium salebrosum*, dessen Rasen sich schon nach einigen Jahren lockern und ihrem Ende entgegengehen. Später treten Bodenmoose in diese Gesellschaft ein und leiten zu dem der Bodengesellschaft nahestehenden Adaptionstadium in der Besiedlung der Stümpfe über.

Artenliste:

<i>Brachythecium salebrosum</i>	<i>Hypnum cupressiforme</i>	<i>Ptilidium pulcherrimum</i>
" <i>rutabulum</i>	<i>Amblystegium serpens</i>	<i>Drepanocladus uncinatus</i>
	<i>Pohlia nutans</i>	

Bemerkungen. Die Subassoziation *brachythecietosum* überlagert sich auf Laubholzstümpfen oft mit einem aus *Trametes versicolor*, *Bjerkandera adusta*, *Xylospheera hypoxylon* u. a. gebildeten Verein holziger Pilze, auf Nadelstümpfen mit der Optimalphase des *Osmoporetum odorati*.

Die Artenarmut und die kurze Zeit des Bestehens dieses Moosvereines geben Anlaß zu Zweifeln an der Berechtigung, ihn als eigene Subassoziation aufzufassen. Unter gewissen Lichtverhältnissen, nämlich bei regelmäßigem Wechsel von Sonne und Schatten, ist er jedoch fast immer anzutreffen und auf der Schnittfläche und auf den waagrecht auslaufenden Wurzeln frischerer Stümpfe typisch ausgebildet. Mit zunehmender Steilheit der Unterlage tritt *Brachythecium salebrosum* zurück und die zweithäufigste Art — *Hypnum cupressiforme* — herrscht dann oft allein.

c) Die *Hypnum cupressiforme*-Rasen

Hypnum cupressiforme kommt als euryöische Art in vielen Kryptogamengesellschaften und auf Hölzern verschiedenen Zersetzungsgrades vor. Außerdem ist es ein sehr häufiger Epiphyt und nicht selten auch Bodenbesiedler. Bei genügend Festigkeit der Unterlage ist es von deren Neigungswinkel ziemlich unabhängig. Es verträgt einerseits starke Besonnung, anderseits noch sehr tiefen Schatten. In höherem Maße als die übrigen baumstumpfbewohnenden Moose ist es trockenheitsresistent. Da es außerdem raschwüchsig ist, können es verschiedene Umstände sein, die ihm Vorherrschaft verhelfen. Dann kommt es zur Ausbildung artreiner *Hypnum cupressiforme*-Rasen. Diese müssen als Moosgesellschaften angesehen werden, die in bezug auf ihre Artenzahl verarmt sind. In den meisten Fällen ist es wohl das *Lophocoleetum heterophyllae* bzw. dessen subass. *brachythecietosum*, die zu diesem Einartrasen pauperiert. Reine *Hypnum cupressiforme*-Rasen finden sich mit Vorliebe:

1. Auf festeren Totholzstümpfen in starker sonniger Lage.

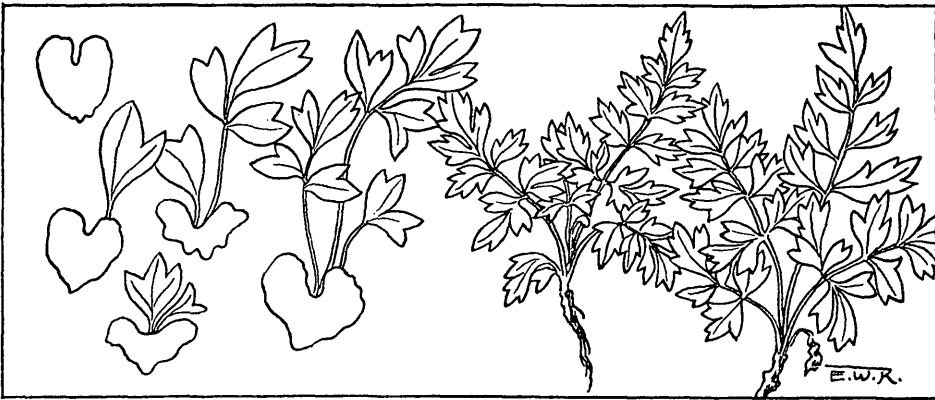


Abb. 10: Vorkeime und frühe Jugendstadien von *Dryopteris spinulosa* var. *dilatata*; linke Exemplare ca. 4 $\times$, rechte ca. 2 $\times$ vgr.

2. Auf Tot- und Morschholzstümpfen in schattiger, aber lufttrockener Lage, u. zw. nach Abfallen der Rinde auch auf den Seitenflächen.

3. Auf der Scheitelfläche morscher bis modriger Stümpfe.

4. Auf sehr kleinen Stümpfen.

Die Gründe, warum die übrigen Arten der in Betracht kommenden Gesellschaften von vornherein oder im Laufe der Holzersetzung bzw. der Vegetationsentwicklung ausscheiden, sind: Zu intensive Belichtung (1), zu große Trockenheit (2), Labilisierung des Substrates (2, 3), Platzmangel für mehrere Arten (4) u. dgl.

Hypnum cupressiforme stimmt als plagiotropes Moos in seinen Wuchsformen mit den übrigen Arten dieser Lebensform überein. Auf der Unterseite der Sprosse trägt es reichlich Rhizoiden, daher ist es bei genügend Festigkeit des Substrates von dessen Lage weitgehend unabhängig. Meistens ist es an den Baumstämmen als bodennaher Epiphyt vorhanden. Nach der Schlägerung wächst es von den Rindenseiten auf die Schnittfläche der Stümpfe herauf. Aber auch Neuansiedlungen kommen oft vor. Diese kleinen Erstlingsrasen bestehen aus dicht und regelmäßig fiederästigen Sprossen, die der Unterlage angedrückt sind. Die Beblätterung ist in diesem Fall stark abgeflacht und nur ganz wenig einseitswendig, ähnlich wie bei einem *Brachythecium*. Vom zweiten Jahre an verzweigen sich diese Stämmchen immer mehr, die Rasen nehmen ein etwas mehr lockeres, schwellendes Aussehen an, die Beblätterung wird stärker einseitswendig. In diesem Alter findet man günstige Lichtverhältnisse vorausgesetzt, auch reichlich Sporogone.

Hypnum cupressiforme hält sich auf den Stümpfen sehr lange. Auf den Seitenflächen folgt seinen Rasen oft das *Georgietum pellucidae*, auf der Scheitelfläche die Endgesellschaft mit Arten des Waldbodens.