



# Bergahornweiden im Alpenraum

Kulturgeschichte, Biodiversität und  
Rudolphis Trompetenmoos

Thomas Kiebacher / Ariel Bergamini /  
Christoph Scheidegger / Matthias Bürgi

**Haupt**



**BRISTOL-STIFTUNG**  
Ruth und Herbert Uhl-Forschungsstelle  
für Natur- und Umweltschutz

# Bristol-Schriftenreihe Band 54



**BRISTOL-STIFTUNG**  
Ruth und Herbert Uhl-Forschungsstelle  
für Natur- und Umweltschutz

---

**Haupt**  
NATUR

Herausgeber  
Ruth und Herbert Uhl-Forschungsstelle für Natur- und Umweltschutz,  
Bristol-Stiftung, Zürich  
[www.bristol-stiftung.ch](http://www.bristol-stiftung.ch)

Thomas Kiebacher, Ariel Bergamini, Christoph Scheidegger, Matthias Bürgi

# **Bergahornweiden im Alpenraum**

## **Kulturgeschichte, Biodiversität und Rudolphis Trompetenmoos**

Mit Beiträgen von Stefan Blaser, Kurt Bollmann, Christine Keller,  
Beatrice Senn-Irlet, Silvia Stofer

Haupt Verlag

Verantwortlich für die Herausgabe

Bristol-Stiftung. Stiftungsrat: Dr. René Schwarzenbach, Herrliberg;  
Dr. Mario F. Broggi, Triesen; Prof. Dr. Klaus Ewald, Gerzensee; Martin Gehring, Zürich

Managing Editor: Dr. Manuela Di Giulio, Natur Umwelt Wissen GmbH, Zürich

Adressen der Autoren

Dr. Thomas Kiebacher, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111,  
CH-8903 Birmensdorf; aktuelle Adresse: Institut für Systematische und Evolutionäre  
Botanik, Universität Zürich, Zollikerstrasse 107, CH-8008 Zürich

Dr. Ariel Bergamini, Prof. Dr. Christoph Scheidegger, PD Dr. Matthias Bürgi,  
Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf

Adressen Autorinnen und Autoren der Kurzbeiträge:

Dr. Stefan Blaser, Dr. Kurt Bollmann, Dr. Christine Keller, PD Dr. Beatrice Senn-Irlet,  
Silvia Stofer, Eidgenössische Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111,  
CH-8903 Birmensdorf

Bildautorenschaft

Alle Fotos bei denen kein Autor genannt ist, stammen von Thomas Kiebacher.

Layout: Jacqueline Annen, Maschwanden

Umschlag und Illustration: Atelier Silvia Ruppen, Vaduz

Zitierung

KIEBACHER, T.; BERGAMINI, A.; SCHEIDEGGER, C.; BÜRGI, M., 2018: Bergahornweiden im  
Alpenraum. Kulturgeschichte, Biodiversität und Rudolphis Trompetenmoos.  
Zürich, Bristol-Stiftung; Bern, Haupt. 235 S.

Der Haupt Verlag wird vom Bundesamt für Kultur mit einem Strukturbeitrag  
für die Jahre 2016–2020 unterstützt.

ISBN 978-3-258-08055-0 (Buch)

ISBN 978-3-258-48055-8 (E-Book)

Alle Rechte vorbehalten

Copyright © 2018 Haupt Bern

Jede Art der Vervielfältigung ohne Genehmigung des Verlages ist unzulässig.

[www.haupt.ch](http://www.haupt.ch)

---

## Abstract

### **Sycamore maple wooded pastures in the Alps. Cultural history, biodiversity and *Tayloria rudolphiana***

Sycamore maple wooded pastures are a traditional land management system in the montane region of the northern European Alps. The sycamore maple (*Acer pseudoplatanus*) trees on these pastures are often very old. In former times, they were used for many different purposes. These old sycamore maple trees are also the habitat of the threatened bryophyte *Tayloria rudolphiana*, which is a priority species for nature conservation in Europe. Because of the high structural heterogeneity provided by the trees, sycamore maple wooded pastures were hypothesized to host a high biodiversity. So far, however, they have hardly been recognized as a distinct cultural landscape and they have been neglected from biodiversity research and from a conservation perspective. Furthermore, like other traditionally managed land, they might be threatened by ongoing land use changes such as management intensification or abandonment.

This book provides a first comprehensive documentation and evaluation of the actual state of sycamore maple wooded pastures. It evaluates sycamore maple wooded pastures along their main area of occurrence at six specific sites in the Austrian, German and Swiss Alps and assesses (1) the cultural and historical background of the system, i.e. its spatial and structural development, management practices, usage of the trees, and how sycamore maple wooded pastures are perceived and appraised by the local communities; (2) the biodiversity of epiphytic bryophytes and lichens on the sycamore maple trees; (3) the effects of a range of variables on species richness of these organisms considering various functional subgroups; (4) the effects of the trees on the ground vegetation (vascular plants and bryophytes); and, (5) habitat preferences and driving factors for the occurrence of *Tayloria rudolphiana*.

Within the last 100 years the area occupied by sycamore maple wooded pastures generally decreased and at many sites young trees are scarce today. In historical times the main function of the trees was to provide shelter for grazing animals and the leaves were economically important as they were used as litter. Although nowadays the sycamore maple trees lost most of their economic importance, farmers and local communities generally still have a positive attitude towards the trees, especially because of their esthetical value. Sycamore maple wooded pastures are characterized by an outstandingly high biodiversity. In total 538 bryophyte, lichen and vascular plant species were found on the trees and ca. 10 per cent of these species are red-listed species. Furthermore, on a single tree, up to 60 bryophyte or 67 lichen species may occur. Bryophytes and lichens as well as their functional subgroups were differently and sometimes contrastingly affected by tree characteristics, environmental variables and connectivity measures. Most strikingly, increased connectivity to neighbouring trees had a positive effect on lichen but not on bryophyte species richness. However, the occurrence of the threatened bryophyte species *T. rudolphiana* was also found to be positively affected by increased connectivity. Furthermore, we could demonstrate that *T. rudolphiana* grows not only on the lower, thick and more or less horizontal branches as was considered as its main habitat, but also high up in the tree crown, i.e. also on relatively thin and strongly inclined branches. The ground vegetation in sycamore maple wooded pastures is also very species rich. A total of 625 bryophyte and vascular plant species were found on the 144 plots (each 30 m<sup>2</sup>) studied. Per plot up to 60 bryophyte species and up to 74 vascular plant species were detected. The sycamore maple trees had a strong positive effect on alpha- and beta-diversity of the ground vegetation, even on intensively managed pastures.

Sycamore maple wooded pastures are a unique sylvo-pastoral ecosystem where the trees are keystone structures for biodiversity because they foster high species richness at small spatial scales. For the conservation of high overall species richness including threatened species such as *Tayloria rudolphiana* it is crucial to sustain a wide range of tree sizes and ages in sufficient densities. Specific conservation measures need to be established for a sustainable long-term preservation of sycamore maple wooded pastures. These measures must basically consist in the plantation of trees and in the creation of public awareness. Transfer of knowledge should contribute to expanding the positive (foremost aesthetical) values currently attributed to sycamore maple wooded pastures to their values regarding biodiversity, sustainability and cultural services.

Keywords: *Acer pseudoplatanus*; alpha diversity; Austria; beta diversity; biodiversity; birds; bryophytes; conservation; disturbance; dispersal; epiphytes; fragmentation; grazing; fungi; Germany; habitat loss; leaf litter; lichens; management intensity; red-listed species; restoration; Switzerland; traditional farming; tree characteristics; vascular plants

## Vorwort

Was verbinde ich mit dem Bergahorn? Er ist ein bis 30 Meter hoher Baum mit grossen Blättern, unsere Platane der Berge. Die zweiflügligen Früchte drehen sich beim Abfallen und werden als «Drehscheibenflügler» bezeichnet. Sein Holz ist wertvoll, es ist ein weisses Edelholz, aus ihm wird einiges gedrechselt. Der Bergahorn wächst schnell, wird trotzdem mehrhundertjährig und erhält als Solitär seine eindrucksvolle, individuelle, unverkennbare Gestalt. Ich verbinde mit dem Bergahorn Glück, Frohmut, Lebenskraft, auch Würde und Stärke. Ein Ahornhain auf Bergwiesen oder -weiden bringt die Potenzierung dieser Aussage. Bilder der «Ahornböden» im österreichischen Karwendelgebirge könnten Arkadien darstellen, mit viel Mythos und Schönheit ausgestattet.

Bergahornweiden kommen vor allem in den deutschen, österreichischen und schweizerischen Nordalpen vor. Sie wurden bisher von Seiten des Naturschutzes zu wenig beachtet. Bedingt durch den landwirtschaftlichen Nutzungswandel und mit dem Eingehen einiger der bisherigen Nutzungen sind die Bergahornweiden bedroht. Es ist gut, dass mit dieser Monografie das Augenmerk auf sie gerichtet wird.

Dazu gehört auch ihr Beitrag zur Biodiversität. Auf Bergahornen findet man viele Aufsitzerpflanzen, zum Beispiel Farne, noch mehr Moose und Flechten. Die Kronenforschung ist im Tropenwald schon weit gediehen, in Mitteleuropa hingegen noch nicht. Die Bristol-Stiftung konnte bisher eine Arbeit über baumbewohnende Ameisen im Auenwald fördern. Hier folgt nun eine zweite und es zeigt sich, dass vor allem die Flechtenarten weiter oben in der Baumkrone eine bisher wenig erkannte Vielfalt ausbilden.

Die Bergahornweiden im Alpenraum wurden nun von einem Autorenteam der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (WSL) genauer unter die Lupe genommen. Sie erstellten ein Portrait dieser landschaftlichen Höhepunkte und untersuchten einige Organismengruppen dieses Lebensraumes. Sie fanden insbesondere unter den Moosen und Flechten eine Vielzahl seltener und gefährdeter Arten, darunter Rudolphis Trompetenmoos, von dem etwa 30 Standorte bekannt sind. Damit erhalten wir eine umfassende Dokumentation der wertvollen Kulturlandschaft wie auch zur Biodiversitätsforschung. Wir wünschen uns mit Hilfe dieses Werkes die nötige Sensibilisierung für diese Naturwerte und danken der Autorenschaft für ihre interdisziplinäre Zusammenarbeit. Der Schrift wünschen wir die nötige Verbreitung bei Naturfreunden und den zur Erhaltung dieser Lebensräume zuständigen Institutionen.

Mario F. Broggi  
Stiftungsrat Bristol-Stiftung, Zürich





# Inhalt

Abstract	5
Vorwort	7
Dank	11
<b>1 Einleitung</b>	<b>13</b>
1.1 Bergahornweiden - eine alte Kulturlandschaft	13
1.2 Forschungsstand	24
1.3 Zielsetzung	24
<b>2 Verbreitung der Bergahornweiden in den Alpen und in angrenzenden Gebieten</b>	<b>27</b>
2.1 Die Recherche	27
2.2 Ergebnisse	27
<b>3 Untersuchungsmethoden</b>	<b>31</b>
3.1 Untersuchungsgebiete	31
3.2 Kulturgeschichte	37
3.3 Biodiversitätserhebung auf den Bäumen	38
3.4 Biodiversitätserhebung am Boden	41
3.5 Rudolphis Trompetenmoos ( <i>Tayloria rudolphiana</i> )	43
3.6 Nomenklatur	43
<b>4 Der Bergahorn (<i>Acer pseudoplatanus</i>)</b>	<b>45</b>
4.1 Ursprung und Verbreitung	45
4.2 Beschreibung und Biologie	46
4.3 Ökologie und Lebensraum	53
4.4 Etymologie	55
<b>5 Kulturgeschichte</b>	<b>57</b>
5.1 Die Entstehung der Bergahornweiden	57
5.2 Pflege der Bestände im 20. und 21. Jahrhundert	59
5.3 Entwicklung und aktueller Zustand der Bestände	60
5.4 Bewirtschaftung der Grünlandflächen	64
5.5 Die Nutzung der Bäume	68
5.6 Wahrnehmung und Wertschätzung, Mystik und Legenden	80
<b>6 Biodiversität auf den Bergahornen</b>	<b>83</b>
6.1 Artenreichtum	83
6.2 Artenzahlen der Moose und Flechten pro Baum	86
6.3 Welche Faktoren beeinflussen den Artenreichtum der Moose und Flechten?	88
6.4 Der Artenreichtum der Baumkrone	94

<b>7 Bodenvegetation</b>	<b>107</b>
7.1 Die Wirkung der Bäume auf die Lebensbedingungen der Pflanzen	108
7.2 Hohe Gesamtartenzahlen	110
7.3 Einzelne Bäume erhöhen die Artenvielfalt	111
7.4 Der Einfluss der Beweidungsintensität	115
7.5 Grosse Bäume bringen mehr	115
7.6 Schlussfolgerungen	115
<b>8 Faszinierende Vielfalt – Typische und besondere Arten im Portrait</b>	<b>117</b>
8.1 Moose	117
8.2 Pilze	124
<i>Stefan Blaser und Beatrice Senn-Irlet</i>	
8.3 Vögel	131
<i>Kurt Bollmann</i>	
8.4 Flechten	136
<i>Christine Keller und Silvia Stofer</i>	
<b>9 Rudolphis Trompetenmoos</b>	<b>147</b>
9.1 Zur Geschichte	148
9.2 Morphologie	151
9.3 Lebensraum	153
9.4 Ausbreitungsbiologie und Vermehrung	163
9.5 Verbreitung	166
9.6 Populationsstruktur	168
9.7 Synökologie	169
9.8 Warum ist Rudolphis Trompetenmoos so selten?	170
9.9 Gefährdung	171
<b>10 Bergahornweiden heute und morgen</b>	<b>173</b>
<b>11 Literatur</b>	<b>177</b>
<b>12 Anhang</b>	<b>189</b>
Anhang A: Vorkommen von Bergahornweiden	189
Anhang B: Zeitzeugen	194
Anhang C: Fragenkatalog	199
Anhang D: Artenvielfalt auf den Bergahornbäumen	202
Anhang E: Artenvielfalt auf den Weideflächen	217
<b>Portrait der Autoren</b>	<b>233</b>

## Dank

Zahlreiche Personen und Institutionen haben uns bei der Realisierung dieses Buches, insbesondere bei der Durchführung der Forschungsarbeiten tatkräftig unterstützt. An erster Stelle möchten wir uns bei Christine Keller bedanken, die in monatelanger Arbeit über 10000 Flechtenproben bestimmt hat, bei der Bearbeitung der Flechtendaten immer tatkräftig mit-half und die Artportraits der Flechten verfasst hat. Grosser Dank gilt auch Selina Gosteli, die im Rahmen ihrer Bachelorarbeit die Zeitzeugeninterviews ausgewertet hat, sowie Julia Ecker und Jeannette Betsch für ihre Hilfe bei der Feldarbeit. Des Weiteren bedanken wir uns bei Heike Hofmann, Christian Schröck, Eduard Hertel und Niklaus Müller, die ihre Erfahrung und wichtige Informationen zu Rudolphis Trompetenmoos beigesteuert haben, bei Beatrice Senn für die Bestimmung der Pilze, bei Lars Hedenäs, Norbert Schnyder, Heribert Köckinger, Edi Urmi, Michael Lüth und Cécile Schubiger für ihre Hilfe bei der Bestimmung kritischer Moosproben, bei Silvia Stofer und Markus Meier für ihre Hilfe mit Artenlisten und Datenbanken, bei Klaus Ecker für seine Hilfe mit GIS und den statistischen Analysen, bei Meinrad Kuchler, Helene Kuchler und Ueli Graf für die Hilfe mit Vegedaz, bei Angéline Bedolla für die Hilfe bei einer Übersetzung ins Französische für die Vorstudie, bei Maude Baudraz und Mélanie Siegrist, die Digitalisierungsarbeiten übernommen haben, bei Frank Breiner für seine Hilfe mit R, bei Senta Stix für die konstruktiven Anmerkungen zum Manuskript, bei Lars Waser für seine Hilfe mit den Orthofotos, bei Hermann Sonntag vom Alpenpark Karwendel für die Unterstützung bei der Feldarbeit am Grossen Ahornboden, bei Heinz Lerch vom Naturpark Diemtigtal für die Unterstützung am Meniggrund. Für die Bereitstellung von Geodaten danken wir dem Tiroler Rauminformationssystem (Tiris) und dem Salzburger Geographisches Informationssystem (Sagis).

Ein besonderer und herzlicher Dank gilt allen Zeitzeugen, die mit ihrem Wissen und ihrer Bereitschaft, bei den Interviews mitzuwirken, die Dokumentation der kulturhistorischen Aspekte der Bergahornweiden ermöglicht haben. Wir danken auch den zahlreichen Personen und Institutionen, die Angaben zum Vorkommen von Bergahornweiden geliefert haben. Diese Informationen bildeten die Grundlage für alle weiteren Erhebungen. Wir danken allen Grundeigentümern und Institutionen die die Feldarbeiten bewilligt und oft tatkräftig unterstützt haben.

Wir bedanken uns bei den Autoren Stefan Blaser, Kurt Bollmann, Christine Keller, Beatrice Senn-Irlet und Silvia Stofer, die mit ihren Beiträgen zu den Pilzen, Vögeln und Flechten diesen Bristolband entscheidend bereichert haben, und wir danken den Fotoautoren Michael Lüth, Karen Martinez, Heike Hofmann, Georg Amann, Senta Stix, Arnold Büschlen, Erich Szerencsits, Andreas Keller, Hermann Schachner, Julia Ecker, Markus Wilhelm, Max Danz, Ulrich Buehler, Jörg Gilgen, Alpsdake, Günter Haselwanter, Corinna Hecke, Timo Keil, Peter Geymeyer, Adrian Michael, Marek Szczepanek, Mark Medcalf, Thomas Kraft, Lars Falkdalen Lindahl und "Tehgnz1", sowie dem Bundesamt für Landestopographie (Swisstopo), dem Amt der Tiroler Landesregierung und dem Umweltbüro E.C.O. (Klagenfurt) für die freundliche Bereitstellung von Bildmaterial.

Für die Finanzierung des Projekts bedanken wir uns sehr herzlich bei der Bristol Stiftung und bei Mario Broggi für sein grosses Interesse während des gesamten Projektes. Wir danken auch dem Bundesamt für Umwelt (BAFU) und dem Naturpark Diemtigtal, die weitere finanzielle Mittel beigetragen haben, und nicht zuletzt der Eidgenössischen Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL (Birmensdorf), die den Arbeitsplatz und die Infrastruktur für die Durchführung des Projekts zur Verfügung gestellt hat.

Der letzte Dank geht an Ruth Landolt. Als Managing Editor hat sie die Bristol-Schriftenreihe wesentlich mitgetragen und stand uns bis zuletzt beratend zur Seite. Ruth Landolt verstarb nach kurzer, schwerer Krankheit wenige Tage nach Fertigstellung des Manuskripts für diesen Band.

Thomas Kiebacher



# 1 Einleitung

## 1.1 Bergahornweiden – eine alte Kulturlandschaft

Bergahornweiden sind alte, vom Menschen geschaffene Kulturlandschaften, die man vor allem in den Tälern der Nordalpen vorfindet (Abb. 1.1). Über Jahrhunderte wurden diese mit Bergahornen (*Acer pseudoplatanus*) bestockten, parkähnlichen Weideflächen auf traditionelle Weise bewirtschaftet. Die Grünlandflächen dienten als Weideland, die Bergahorne dienten dem Vieh als Schutz- und Schirmbäume und das Holz und Laub wurden von den Bauern in vielfältiger Weise genutzt.

Aufgrund des durch die locker stehenden Bergahornbäume verursachten Strukturreichtums entstehen vielfältige mikroklimatische Bedingungen. Die Beweidung führt durch Frass und Viehtritt zu kleinräumigen Störungen und fördert so konkurrenzschwache Moose und Gefässpflanzen. Strukturreichtum und kleinräumige Störungen schaffen zusammen eine hohe Vielfalt an unterschiedlichen Lebensräumen, die eine hohe Biodiversität ermöglicht. Andere bestockte Weidesysteme, zum Beispiel die Waldweiden Fennoskandiens oder die Iberischen Dehesas, sind für ihren Artenreichtum bekannt und als besondere Lebensräume streng geschützt (European Commission 2007; BERGMEIER *et al.* 2010). Dagegen war über die Biodiversität der Bergahornweiden bislang nur sehr wenig bekannt und nach wie vor fehlt eine umfassende Gesetzesgrundlage für deren Schutz.

Viele der Bäume auf den Bergahornweiden sind sehr alt und weisen einen dichten und artenreichen Moos- und Flechtenbewuchs auf (Abb. 1.2). Damit stellen die Bäume ein ideales Modellsystem dar, um die Ökologie der epiphytisch wachsenden Moose (Box 1) und Flechten (Box 2) zu studieren.



Abb. 1.1. Bergahornweide im Diemtigtal (Kanton Bern, Schweiz).

Bergahornweiden zeichnen sich nicht nur durch eine hohe Biodiversität aus, sondern sind auch Lebensraum für seltene und gefährdete Arten. So zum Beispiel für Rudolphis Trompetenmoos (*Tayloria rudolphiana*), einer stark gefährdeten Moosart, die eine spezielle Ökologie aufweist (Abb. 1.3). Rudolphis Trompetenmoos kommt fast ausschliesslich auf alten Bergahornen vor und die meisten Nachweise dieser streng geschützten Art stammen von Bergahornweiden. Neben Rudolphis Trompetenmoos kommen noch viele weitere seltene oder gefährdete Arten auf den Bergahornweiden vor.



Abb. 1.2. Die alten Bergahornbäume auf den Weiden weisen einen dichten Moos- und Flechtenbewuchs auf (Glemmtal, Salzburg, Österreich).



Abb. 1.3. Für Rudolphis Trompetenmoos (*Tayloria rudolphiana*), eine seltene und streng geschützte Moosart, sind Bergahornweiden ein wichtiger Lebensraum. Hier wächst Rudolphis Trompetenmoos auf dem Ast eines Bergahorns auf der ausgedehnten Bergahornweide am Grossen Ahornboden in Tirol (Österreich).



## Box 1

**Moose**

Die Moose sind mit ihren weltweit zwischen 15 000 und 20 000 Arten (SHAW *et al.* 2011) hinter den Blütenpflanzen die zweitgrösste Gruppe von Landpflanzen. Moose sind auf allen Kontinenten zu finden und kommen in fast allen Lebensräumen vor. Eine Ausnahme stellen marine Lebensräume dar: Moose ertragen Salzwasser schlecht, nur ganz wenige Arten können im Spritzwasserbereich an Küstenfelsen oder anderen salzhaltigen Stellen existieren. Besonders üppig entwickelt sind die Moose in feuchten Lebensräumen wie zum Beispiel in tropischen Bergregenwäldern oder in feuchten Schluchtwäldern der Alpen. Hochmoore verdanken ihre Existenz sogar einer einzigen Moosgattung, den Torfmoosen (*Sphagnum* spp.). Diese Moose bauen dicke Torfschichten auf und schaffen sich so ihren eigenen Lebensraum. Moose kommen aber nicht nur in feuchten Lebensräumen vor, sie besiedeln auch Trockengebiete und sogar Wüsten. Man findet sie dort vor allem an von der Sonne geschützten Stellen im Schatten von Felsen auf dem Boden oder in Felsritzen.

Moose gehören zu den ursprünglichsten Entwicklungslinien der Landpflanzen (KADE-REIT *et al.* 2014). Die heutigen Moosarten sind deshalb die nächsten noch lebenden Verwandten dieser ersten Landpflanzen, die vor etwa 450 bis 480 Millionen Jahren entstanden sind. Die übrigen Landpflanzen (Farne, Blütenpflanzen) haben sich demzufolge aus Moos-ähnlichen Vorfahren entwickelt. Die heutigen Moose lassen sich sowohl aufgrund ihrer Morphologie als auch aufgrund von genetischen Analysen gut in drei Hauptgruppen (Abb B1.1) einteilen (WICKETT *et al.* 2014): die Laubmoose (etwa 10 000 Arten weltweit), die Lebermoose (etwa 7 500 Arten) und die Hornmoose (etwa 250 Arten). Bei den Lebermoosen lassen sich zwei sehr unterschiedlich aussehende Untergruppen unterscheiden: die thallosen Lebermoose, welche blattlose, lappenartige Pflanzen umfassen, und die beblätterten Lebermoose. Bei den Laubmoosen unterscheidet man akrokarpe (gipfel-früchtige) und pleurokarpe (seitenfrüchtige) Laubmoose. Die akrokarpes Laubmoose weisen einen aufrechten Wuchs auf und bilden die Sporenkapseln terminal an den Triebspitzen. Die Triebe der pleurokarpes Laubmoose wachsen dagegen meist niederliegend und die Sporenkapseln werden an seitenständigen Kurztrieben gebildet. Akro- und pleurokarpe Moose unterscheiden sich neben der Wuchsform auch in ihrer Lebensstrategie. Bei den akrokarpes Laubmoosen handelt es sich vielfach um kurzlebige Arten, die gut an Störungen angepasst, aber wenig konkurrenzstark sind. Die meisten pleurokarpes Moose sind dagegen langlebig, konkurrenzstark, und tolerieren Störungen meist nur schlecht. Die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den drei Hauptgruppen von Moosen und zu den übrigen Landpflanzen sind zurzeit noch nicht geklärt (WICKETT *et al.* 2014). So ist es zum Beispiel immer noch unklar, ob die drei Moosgruppen überhaupt eine geschlossene Abstammungsgemeinschaft bilden oder ob es sich um drei nicht näher verwandte Gruppen handelt.

Unabhängig davon ist der ganzen Gruppe der Moose eine Reihe morphologischer, physiologischer und ökologischer Merkmale gemein. Moose bilden zum Beispiel – wie die Farne auch – keine Blüten und keine Samen aus, sondern Sporen. Diese werden in den Kapseln der sogenannten Sporophyten, der sporenerzeugenden Generation, gebildet (Abb. B1.2). Die kugeligen Sporen sind sehr klein, oft nur zwischen 0,01 und 0,02 mm im Durchmesser, und können deshalb mit dem Wind über grosse Distanzen verbreitet werden. Dies ist vermutlich einer der Gründe, warum viele Moose ein sehr grosses Verbreitungsgebiet aufweisen (URMI 1999). So finden sich zum Beispiel in der Nordameri-



kanischen und der Europäischen Moosflora sehr viele Arten, die natürlicherweise auf beiden Kontinenten vorkommen. Nicht alle Arten bilden regelmässig Sporen aus. Solche Arten verbreiten sich vor allem vegetativ, zum Beispiel durch abbrechende Ästchen oder Brutkörper (Bulbillen), die in den Blattachseln gebildet werden. Diese vegetativen Ausbreitungseinheiten sind viel grösser und schwerer als Sporen und werden nicht so leicht über grössere Distanzen ausgebreitet. Lebensraumfragmentierung kann sich deshalb besonders auf Moosarten mit vorwiegend vegetativer Vermehrung negativ auswirken (KIMMERER 1994; LÖBEL *et al.* 2009).

Viele Moose sind wechselfeucht oder poikilohydrisch, das heisst sie sind tolerant gegenüber Austrocknung. Bei Regen oder durch Taubildung am Morgen können trockene Moose sehr rasch Wasser aufnehmen und ihre Stoffwechselfunktionen, zum Beispiel die Photosynthese, werden innert weniger Minuten wieder aktiviert. Zwischen verschiedenen Moosarten gibt es allerdings grosse Unterschiede in der Austrocknungstoleranz. So ertragen Moose feuchter Standorte (z. B. Arten der Moore) Austrocknung meist nur über relativ kurze Zeit (einige Tage). Moose trockener Standorte hingegen können auch monatelang trocken sein, ohne Schaden zu nehmen (VANDERPOORTEN und GOFFINET 2009).

Moose verfügen im Gegensatz zu Farnen und Blütenpflanzen (welche gemeinsam als Gefässpflanzen bezeichnet werden) über kein effizientes inneres Leitgewebe. Wasser und



Abb. B1.1. Arten aus den drei Hauptgruppen der Moose (Horn-, Leber- und Laubmoose); a) *Anthoceros agrestis* (ein Hornmoos); b) *Conocephalum conicum aggr.* (ein thalloses Lebermoos); c) *Lophocolea heterophylla* (ein beblättertes Lebermoos) und d) *Thuidium tamariscinum* (ein Laubmoos). Fotos: A. Bergamini.

Nährstoffe werden bei den meisten Arten über die gesamte Oberfläche aufgenommen. Diese Eigenschaft zusammen mit der Wechselfeuchtigkeit ermöglicht es den Moosen auch, Standorte wie nackte Felsen oder die Borke von Bäumen zu besiedeln. Moose sind meist klein. Dies liegt neben dem Fehlen eines effizienten Leitgewebes auch daran, dass Moose keine richtigen Wurzeln haben und nicht verholzen (d. h. sie bilden kein Lignin aus). Einige wenige Arten können zwar über 50 cm hoch werden (z. B. die südhemisphärische *Dawsonia superba*), doch die meisten Moose werden kaum grösser als 5 cm. Die Kleinsten sind ausgewachsen sogar nur wenige Millimeter lang (z. B. Arten der Gattung *Cephaloziella*).

Moose weisen also in vielerlei Hinsicht völlig andere Anpassungen an die Umwelt auf als die übrigen Landpflanzen (u. a. wechselfeucht, kein effizientes Leitgewebe, keine richtigen Wurzeln, Wasser- und Nährstoffaufnahme über die gesamte Oberfläche). Für den Grössenbereich, wo Moose oft vorherrschen (0,1–5 cm), sind diese Anpassungen geradezu ideal. Viele ressourcenverbrauchenden Anpassungen der Gefässpflanzen (z. B. Festigungsgewebe aus Lignin) werden nämlich erst nötig, wenn die Pflanzen eine gewisse Höhe erreichen. Moose sind also nicht bloss primitive Vorläufer der Gefässpflanzen, sondern im Gegenteil hoch spezialisierte Organismen mit einer über 400 Millionen Jahre dauernden Evolution.



Abb. B1.2. Schleichers Birnmoos (*Bryum schleicheri*), ein Laubmoos, mit fast reifen, birnförmigen Kapseln. Die Kapseln werden einzeln an der Spitze von Stielen gebildet, welche mit einem Fuss in der eigentlichen grünen Moospflanze verankert sind. Foto: A. Bergamini.

## Box 2

**Flechten**

Flechten sind symbiotische Lebensgemeinschaften zwischen einem Pilz und Photobionten. Dies sind Mikroorganismen, welche Photosynthese betreiben und entweder zu den Grünalgen oder zu den Cyanobakterien gehören. Cyanobakterien, auch Blaualgen genannt, wurden früher zu den Algen gestellt. Im Gegensatz zu den Algen besitzen sie aber keinen Zellkern im engeren Sinne und gehören zu den Bakterien. Flechten stellen somit eine ernährungsbiologische Gruppe der Pilze dar und ihre systematische Stellung richtet sich nach der Stammesgeschichte der Pilze. Solche Symbiosen zwischen einem Pilz und einem photosynthetisch aktiven Mikroorganismus wurden in verschiedenen systematischen Gruppen der Pilze entwickelt. Über 90 Prozent der Flechten gehören zu den Schlauchpilzen (Ascomycota), von denen bilden gegen 30 Prozent Flechten (LÜCKING *et al.* 2014). Weniger als 10 Prozent der Flechten gehören zu den Ständerpilzen (Basidiomycota), von welchen jedoch insgesamt nur wenige Prozent als Flechten wachsen (Abb. B2.1). Weltweit erreichen Flechten mit ungefähr 18000 Arten etwa gleich viele Arten wie die Moose, doch ist in der Schweiz die Artenvielfalt der Flechten mit etwa 1800 Arten (GRÖNER 2016) deutlich grösser als bei den Moosen, wo etwa 1100 Arten und Unterarten bekannt sind (NISM 2016).



Abb. B2.1. a) Die meisten Flechten gehören systematisch zu den Schlauchpilzen, welche ihre Sporen oft in scheibchenförmigen Fruchtkörpern bilden (*Xanthoria parietina*, Wand-Gelbflechte). b) Wenige Flechten gehören zu den Ständerpilzen, bei welchen Sporen an hut- oder stiftförmigen Fruchtkörpern gebildet werden (*Multi-clavula vernalis*, Erd-Flechtenkeule). Fotos: C. Scheidegger.



Die Wuchsform der Flechte wird in den meisten Fällen vom Pilzpartner vorgegeben. Das Wachstum der Photobionten wird weitgehend durch den Pilz kontrolliert und ihre Zellen werden im Flechtenlager so positioniert, dass sie von einem optimalen Lichtgenuss profitieren. Dabei werden die Photobionten vom Pilz im Inneren des Flechtenlagers mit Wasser und mineralischen Nährstoffen versorgt, durch mechanisch stabile Geflechte vor Beschädigung und durch spezielle Substanzen, den sogenannten Flechtenstoffen, vor Frass geschützt. Im Gegenzug wird der Pilzpartner vom Photobionten mit zuckerähnlichen Stoffen versorgt.

Die physiologische Aktivität der Flechten ist allerdings auf Perioden mit feuchter Witterung beschränkt. Bei trockenem Wetter verdunstet das Wasser aus dem Flechtenlager innerhalb von Minuten bis wenigen Stunden und die trockene Flechte verfällt in einen scheinbaren Zustand, eine sogenannte Trockenstarre. Bei der nächsten Befeuchtung kann die Flechte jedoch durch die Oberrinde über 100 Prozent ihres Trockengewichtes an Wasser aufnehmen. Die Pilzhyphen leiten das Wasser in wenigen Sekunden an die Algen im Inneren des Lagers weiter. Die im trockenen Zustand vollständig kollabierten Algenzellen quellen auf und können dann ihre Aktivität innerhalb einer Minute wiederherstellen. Wegen der starren Zellwände können Pilzhyphen beim Austrocknen nicht kollabieren. Den Volumenverlust des verdunstenden Wassers kompensieren Pilzhyphen durch Kavitation, bei der explosionsartig Gasblasen im Inneren der Zellen entstehen (Abb. B2.2). Durch die

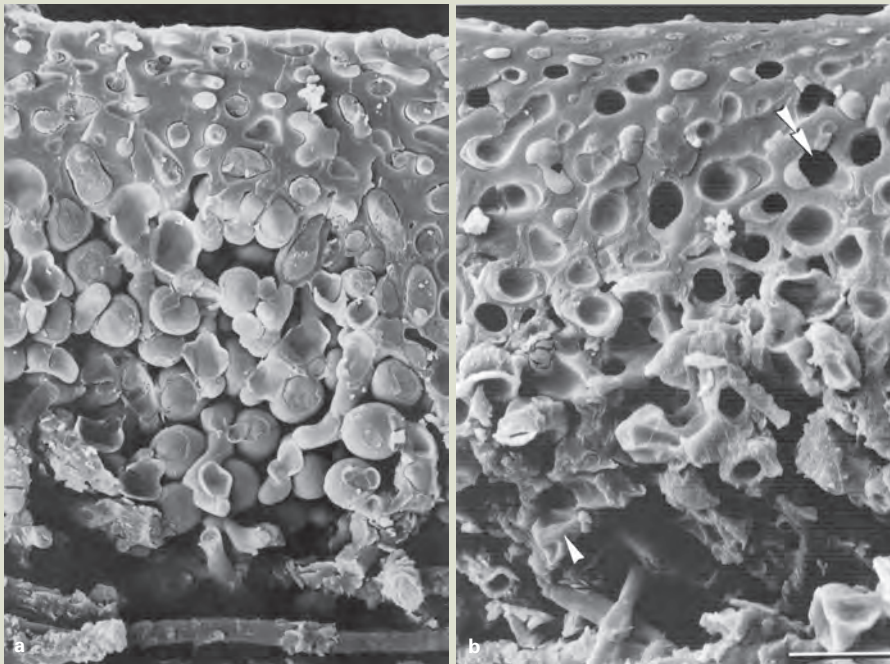


Abb. B2.2. a) Gefrierbruch durch ein wassergesättigtes und b) lufttrockenes Lager der Echten Lungenflechte (*Lobaria pulmonaria*). Im wassergesättigten Zustand sind die Pilzhyphen der Rinde durch Zytoplasma gefüllt und die Algen sind kugelig. Im lufttrockenen Zustand sind im Inneren der Pilzhyphen Kavitationshöhlungen zu sehen (doppelte Pfeilspitzen) und die Algen sind durch mehrfache Einfaltungen kollabiert (einfache Pfeilspitze). Massstab entspricht 0,01 mm. Abbildung nach SCHEIDEGGER *et al.* (1995).



Abb. B2.3. a) Die Algenschicht scheint durch die Rinde feuchter Flechten. b) In trockenen Flechten wird ein grosser Teil des Lichtes in der Rinde reflektiert und das Lager erscheint deshalb hellgrau. Fotos: C. Scheidegger.

Kavitation von Pilzhypen der Flechtenthallus-Rinde erhöht sich die Lichtreflektion der Rinde, weshalb trockene Flechten oft grau sind. In feuchten Flechten hingegen scheint die unter der Rinde liegende Algenschicht durch (Abb. B2.3).

Die wechselfeuchte (poikilohydre) Lebensweise ist eine ökologische Anpassung an stark austrocknende Lebensräume. Solche sind nicht nur in (Halb-) Wüsten zu finden, sondern auch in relativ niederschlagsreichen Klimaregionen auf Substraten mit geringer Wasserspeicherkapazität wie Baumborken und Felsflächen weit verbreitet.

Flechten haben deshalb unterschiedlichste Wuchsformen entwickelt (Abb. B2.4), welche den Lichtgenuss sowie die Aufnahme von Feuchtigkeit und Nährstoffen aus (Stamm) Abflusswasser, Regen, oder direkt aus dem Nebel ermöglichen. Die Mehrzahl der Arten bilden krustenförmige Lager, welche mit ihrer gesamten Unterseite fest mit dem Substrat verwachsen sind (Krustenflechten). Solche Arten können leicht von konkurrenzkräftigeren Organismen wie Moosen oder Blütenpflanzen überwachsen werden. An sehr unwirtlichen Standorten haben sie jedoch kaum Konkurrenten. Blattflechten, welche in Analogie zu den Blättern der Blütenpflanzen ein in Oberrinde, Photobiontenschicht, Mark und Unterrinde geschichtetes Lager entwickeln (Abb. B2.2), können sich einige Millimeter vom Substrat abheben. Dadurch sind sie in der Lage, Krustenflechten und mikrobielle Krusten zu überwachsen. Schliesslich sind Strauchflechten oft nur noch an einem Punkt mit dem Substrat verwachsen und entwickeln bis mehrere Dezimeter grosse, strauch- bis bartförmige Lager. Vor allem diese Wuchsform ist in der Lage, genügend Feuchtigkeit aus vorbeiziehenden Nebelschwaden aufzunehmen, auch an Tagen an welchen kein Regen fällt. Zudem weisen Strauchflechten verglichen mit Krustenflechten eine wesentlich grössere Oberfläche auf, welche den Photobionten zur Photosynthese Verfügung steht.

Dies erlaubt Strauchflechten an günstigen Lagen, beispielsweise in Gebirgswäldern, einen üppigen Flechtenbewuchs an Baumstäben zu entwickeln.

Die symbiotische Beziehung zwischen dem Pilzpartner und seinen Photobionten hält bei Flechten ein Leben lang, und kann bei Gesteinsflechten über tausend Jahre lang dauern (BESCHEL 1955). Sogar bei der Vermehrung bleiben die beiden Partner oft zusammen: körnchenartige Ausbreitungseinheiten umfassen sowohl Pilz- als auch Algenzellen, welche gemeinsam ausgebreitet werden (Abb. B2.4 b). Sind diese symbiotischen Ausbreitungseinheiten berindet, werden sie als Isidien bezeichnet, unberindete Ausbreitungseinheiten werden als Soredien zusammengefasst. An geeigneten Standorten können die Ausbreitungseinheiten wieder zu einem Flechtenlager auswachsen.

Bei der geschlechtlichen Vermehrung, welche nur dem Pilzpartner möglich ist, werden die Partner allerdings voneinander getrennt. Dabei bildet der Pilz in meist scheibchenförmigen Fruchtkörpern Sporen (Abb. B2.4 a), die nach ihrer Keimung wiederum eine passende Algenzelle finden müssen. Wie die Pilze ihre Algen finden und auswählen, ist jedoch noch weitgehend unerforscht.



Abb. B2.4. Wuchsformen der Flechten. a) Krustenflechte (*Caloplaca alnetorum*, Erlen-Schönfleck), b) Blattflechte (*Physconia grisea*, Graue Raureifflechte), c) Strauchflechte (*Evernia divaricata*, Sparrige Pflaumenflechte). Fotos: C. Scheidegger.



Heute werden die Bergahorne auf den Weiden nicht mehr speziell genutzt. Da die Bäume durch ihre Schattenwirkung den Ertrag der Weideflächen vermindern, müssen sie in früheren Zeiten für die Bauern einen speziellen Nutzen erfüllt haben. Sonst wären sie kaum in solchen Dichten auf den Weiden stehengelassen worden (Abb. 1.4). Des Weiteren stellt sich die Frage wie Bergahornweiden entstanden sind, wie sie gepflegt wurden und welche wirtschaftlichen Hintergründe für diese spezielle Kulturform ausschlaggebend waren.

Die Verbreitung der Bergahornweiden beschränkt sich weitgehend auf die Nordalpen, wo der Bergahorn optimale klimatische Bedingungen vorfindet. Allerdings sind auch hier ausgedehnte Bergahornweiden auf wenige Gebiete beschränkt. So gibt es zum Beispiel im Berner Oberland (Schweiz) mancherorts noch ausgedehnte Bestände (Abb. 1.5). Vielfach kommen die Bergahornweiden aber nur kleinflächig vor und stehen oft in enger mosaikartiger Verzahnung mit offenen Grünlandflächen und Waldbeständen (Abb. 1.6).

Bergahornweiden sind ein bedrohter Lebensraum. Durch den Nutzungswandel in der Landwirtschaft werden sie zunehmend seltener. Einerseits werden Bäume bei der Intensivierung der Bewirtschaftung gefällt oder abgestorbene Bäume nicht mehr ersetzt. Andererseits werden unzugängliche oder ertragsarme Bestände aufgelassen und verwalden. Während andere vom Menschen im Rahmen traditioneller Bewirtschaftung geschaffene Lebensräume heute in Europa gut geschützt sind und eine breite gesellschaftliche Akzeptanz erfahren (z.B. die artenreichen Trockenrasen oder die bereits genannten Dehesas), wurden Bergahornweiden bisher kaum als eigenständige Kulturlandschaft wahrgenommen und anerkannt. Erst in jüngerer Zeit gibt es, nicht zuletzt angestoßen durch die vorliegende Arbeit, vermehrte Bemühungen diesen einzigartigen, und landschaftsprägenden Lebensraum zu erhalten.



Abb. 1.4. Bäume vermindern durch die Schattenwirkung den Ertrag der Weideflächen. Die Bergahorne müssen für die Bauern einen bedeutenden Nutzen gehabt haben, weshalb sie auf den Weiden stehengelassen wurden (Reichenbachtal, Kanton Bern, Schweiz). Foto: C. Scheidegger.



Abb. 1.5. Ausgedehnte Bergahornbestände, wie sie etwa im Reichenbachtal (Kanton Bern, Schweiz) noch vorhanden sind, findet man heute nur mehr selten.



Abb. 1.6. Oft stehen Bergahornweide in mosaikartiger Verzahnung mit offenen Fichtenbeständen (Allgäu, Bayern, Deutschland).