

Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda

6. Lebensformen und Adaptionen zur Wasserleitung und Wasserspeicherung in epiphytischen Moosgesellschaften im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda)

Harald Kürschner und Ulrike H. Seifert

Institut für Systematische Botanik und Pflanzengeographie der Freien Universität Berlin, Altensteinstr. 6, D-14195 Berlin, Deutschland

Abstract: Life forms, water conducting and water storing structures of epiphytic bryophytes are studied along an altitudinal gradient from the eastern Congo basin (tropical lowland zone) to the mountains of the East-African graben (tropical subalpine/alpine zone; BRYOTROP III-transect). Based on a phytosociological analysis, these adaptations were put in relation to the distribution pattern of the bryophyte communities, as well as to the ecological gradient. The interpretation is based on the mean percent cover of each group.

The tropical lowland zone is dominated by the life form mat, which is distinctly correlated with water-sacs and taxa of the Jubulaceae, Lejeuneaceae and Radulaceae. In the following perhumid montane zone a clear alteration concerning the life form and the adaptations can be observed. The physiognomy of the primary rain-forests now is dominated by fan-forming *Plagiochila* species which are standing off the phorophyte by its flattened shoots. They are able to condensate water vapour from the fogs as well as using the low light intensities. Within the epiphytes of the bamboo zone of the upper montane zone, similar adaptation strategies to those of the lowland zone can be observed. The communities of the anthropogeneous montane woodlands of this zone, which are rich in mosses, show an ecomorphological wide spectrum [weft and tall-turfs correlated with a central strand (hadrome), hyalocysts and rhizoids]. Within the tropical subalpine/alpine zone exposed to great diurnal variations of climate, mat, weft and cushion-forming tall-turfs dominate, indicating the more xeric conditions (drought stress) by

water storing structures (alar cells, central strand, hyalocysts, rhizoids). In this zone, also structures reach a high mean percent cover, which enables the condensation of water vapour from the fog and mist rising from the upper montane zone or which show a groove-like arrangement of the leaflets. This may be recognized as a mechanism enabling a permanent water supply as well as a drain off of surplus water.

Zusammenfassung: Aufbauend auf einer pflanzensoziologischen Analyse werden die Lebensformen und die wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen epiphytischer Bryophyten entlang eines Transektes vom östlichen Kongobecken (Tieflandstufe) zum zentralafrikanischen Grabenrand (tropisch-subalpine/alpine Stufe; BRYOTROP III-Transekt) analysiert und in Beziehung zu den Moosgesellschaften und dem ökologischen Höhenstufengradienten gesetzt. Grundlage für die Interpretation ist der mittlere Gruppenmengenanteil.

In der tropischen Tieflandstufe dominiert die Lebensform Decke, die eine auffallende Korrelation zu dem Strukturmerkmal Wassertasche und Wassersack sowie Sippen der Verwandtschaftskreise Jubulaceae, Lejeuneaceae und Radulaceae zeigt. In der sich anschließenden humiden Bergwaldstufe kommt es zu einem deutlichen Wechsel im Lebensformen- und Anpassungsspektrum. Wedelbildende *Plagiochila*-Arten bestimmen die Physiognomie der primären Regenwälder, deren absteigendes, planares Sproßsystem sich sowohl zum Nebelkämmer (Wasserdampfkondensation) eignet als auch als Anpassung an die lichtarmen Bedingungen interpretiert wird. Sonderfälle stellen in der oberen Bergwaldstufe die Epiphyten der Bergbambuswälder, mit ähnlichen Anpassungssyndromen wie die der Tieflandstufe, und die der offeneren, anthropogenen Bergwälder dar, deren laubmoosreiche Gesellschaften ökomorphologisch reicher strukturiert sind (Korrelation von Filz und Hochrasen mit Hyalozysten, Rhizoidenfilz und Zentralstrang). In der durch starke Klimaschwankungen gekennzeichneten tropisch-subalpinen Stufe dominieren Decke, Filz und posterförmige Hochrasen, die durch wasserspeichernde Strukturen (Alarzellen, Hyalozysten, Rhizoidenfilz, Zentralstrang) auf die bereits xerischen Bedingungen (Trockenstress) hindeuten. Hohe Anteile im Spektrum erreichen hier aber auch Strukturen zum Nebelkämmer (Nutzung der aus der Bergwaldstufe häufig aufsteigenden Treibnebel) und die Rinnenbildung.

Einleitung

Die epiphytische Lebensform gehört zu den physiognomisch herausragenden Erscheinungen tropischer Regenwälder und stellt eine besonders erfolgreiche Anpassung im Konkurrenzkampf um Licht, Wasser und Nährstoffe dar. Viele der ihr zugrundeliegenden Strukturen und Gestalttypen sind als Einzelmerkmale seit längerem bekannt, korrelativ-kausalanalytische Untersuchungen zu ihrer Bedeutung und Rolle bei der Ausbildung bestimmter Gesellschaften und Verbreitungsmuster liegen bisher aber aus den Tropen kaum vor (Mägdefrau 1983, Frahm 1987, Frey et al. 1990). Aufbauend auf der Vegetationsstruktur, Syntaxonomie und Synhierarchie tropischer Epiphytengesellschaften (Kürschner 1990a,b, 1995) wird hier eine Analyse und quantitative Bewertung der in diesen Gesellschaften auftretenden Lebensformen und ökomorphologischen Anpassungssyndromen bezüglich des Wasserhaushaltes gegeben,

um Wechselbeziehungen zwischen dem Standort und funktionell-morphologischen Habitatanpassungen aufzuzeigen. Aus ihnen sind Rückschlüsse auf Existenzbegrenzungen durch den Lebensraum möglich.

Besonders geeignet für solche Analysen sind dabei Untersuchungen entlang ausgeprägter Höhenstufengradienten, die ein vielfältiges Mosaik verschiedenster Standortbedingungen, Gesellschaften, Lebensformen und morphologisch-anatomischen Strukturen aufweisen. Sie erlauben es, gemeinsame Differenzierungsmuster in Abhängigkeit von ökologischen Faktoren aufzuzeigen, denen eine wesentliche Rolle bei der Dynamik, Ausbreitung und Raumbesetzung von Gesellschaften zukommt. Die im Rahmen des BRYOTROP III-Projektes in Zaire und Rwanda entlang eines Transektes vom östlichen Kongobecken hin zu den Vulkanen des zentralafrikanischen Grabenrandes durchgeführten pflan-

zensoziologischen Untersuchungen boten sich für eine derartige Analyse an. Damit kann, nach der Bearbeitung des Transektes am Mt. Kinabalu (Borneo, BRYOTROP II-Projekt, vgl. Frey et al. 1990), dieser Komplex an einem weiteren Beispiel aus dem tropischen Bereich aufgezeigt werden.

Material und Arbeitstechnik

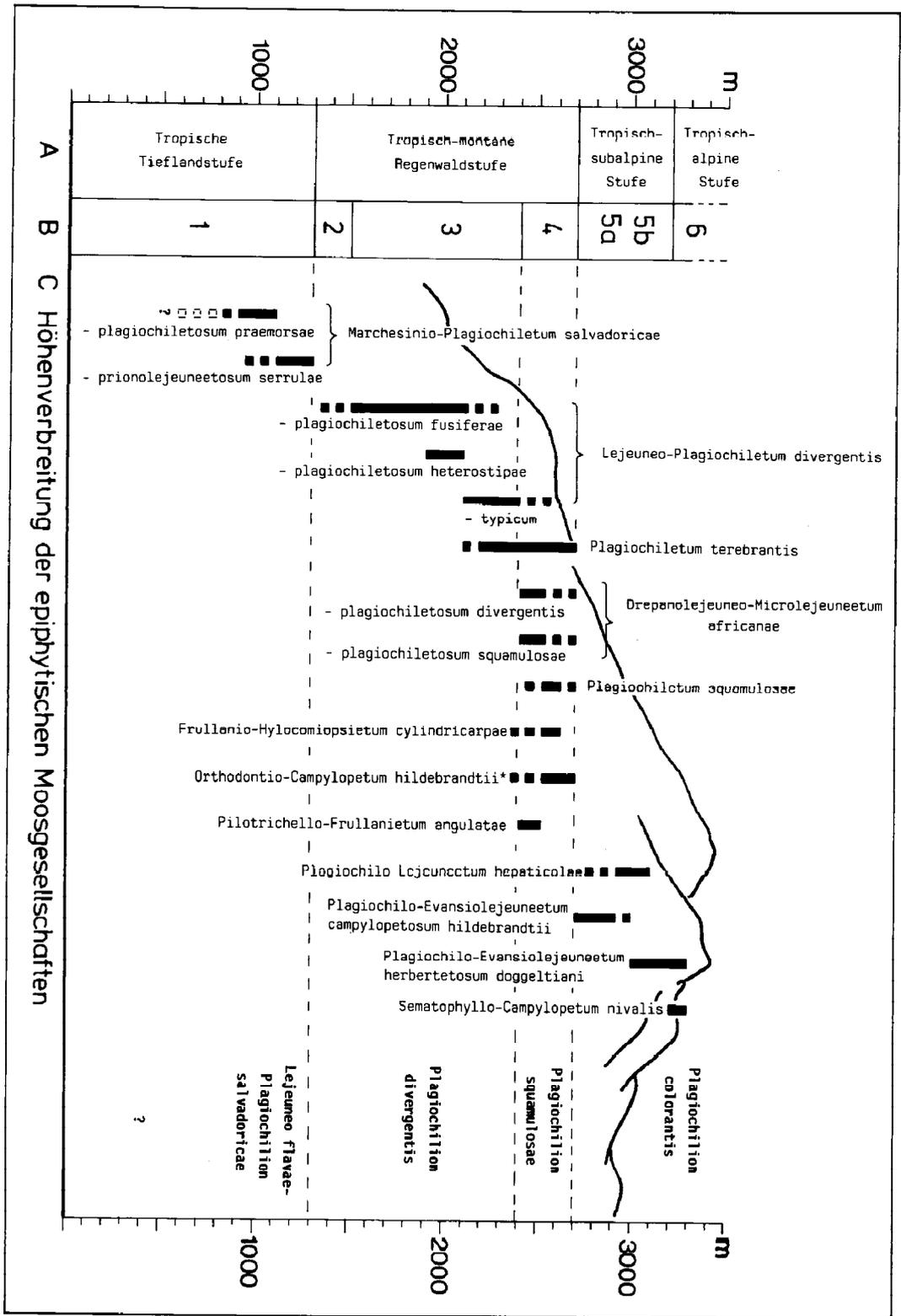
Grundlage für diese Arbeit ist die pflanzensoziologische Erfassung und Klassifizierung der Stammepiphyten, die entlang des Höhentransektes im östlichen Kongobecken [(850)-900 m, Irangi] und am zentralafrikanischen Grabenrand (Mt. Biega 2790 m, Mt. Kahuzi 3308 m Abb. 1, Kürschner 1995). Innerhalb dieses Höhengradienten, der die obere tropische Tieflandstufe (Caesalpiniaceen-Tieflandregenwälder, Pluviisilvae Klötzli 1958, forêt ombrophile Prioul & Sirven 1981), die untere und obere tropisch-montane Regenwaldstufe (Bergregenwälder, Laurisilvae Klötzli 1958, forêt ombrophile de montagne und Bergbambuswälder), die tropisch-subalpine Stufe (Heidebuschwälder, Ericifruticeta Klötzli 1958, étage des bruyères) und die tropisch-alpine Stufe (*Dendrosenecio*-Subpáramo, Frigidideserta Klötzli 1958) umfaßt, lassen sich 11 Assoziationen und 9 Subassoziationen unterscheiden, die synhierarchisch in vier, mit den Höhenstufen weitgehend korrespondierenden Verbänden zusammengefaßt werden können. Ihre vertikale Zonierung und Ausdehnung im Höhenstufen-transekt geht aus Abb. 1 hervor.

Für die Analyse der Anpassungsmerkmale und -strukturen stand das im Rahmen dieser pflanzensoziologischen Aufnahmen gesammelte Herbarmaterial zur Verfügung. Dieses wurde nach Wiederbefeuchtung habituell den verschiedenen Lebensformtypen zugeordnet. Die Bearbeitung der Strukturen, die als Anpassungen an den Wasserhaushalt zu werten sind, erfolgte licht-

und rasterelektronenmikroskopisch anhand von Stämmchen- und Blattpräparaten sowie von Querschnitten. Eine Übersicht der dabei berücksichtigten Merkmalskomplexe und ihr Vorkommen bei den verschiedenen Sippen gibt Tab. 1. Für die Anpassungsspektren (Gruppenbildung nach Anpassungsmerkmalen) wurden die Arten mit gemeinsamen Anpassungsmerkmalen bzw. -strukturen (Lebensform, Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) innerhalb einer Assoziation bzw. alternativ einer Höhenstufe zusammengefaßt und unter Berücksichtigung des Deckungswertes der mittlere Gruppenmengenanteil GM (definiert als Quotient der Summe der mittleren Deckungsprozente der Vertreter einer Gruppe in der Assoziation bzw. Höhenstufe, dividiert durch die Summe der mittleren Deckungsprozente aller Arten einer Assoziation bzw. Höhenstufe x 100) berechnet (vgl. Frey et al. 1990). Dadurch wird es möglich, die Wertigkeit der Anpassungsmerkmale und -strukturen stärker zu gewichten und Korrelationen zwischen den verschiedenen Adaptionen und ihrem Vorkommen in den Assoziationen und entlang des ökologischen Gradienten (Höhenstufengradient) aufzuzeigen und zu beschreiben. Dabei ist zu berücksichtigen, daß eine Art mehrere Anpassungsmerkmale aufweisen kann und die Summe der Adaptionen 100 % übersteigen kann. Unabhängig von der syntaxonomischen Zugehörigkeit der Sippen wurden diese Berechnungen alternativ auch für die Arten einer jeweiligen Höhenstufe (200 m-Isohypsenintervall) durchgeführt.

Diese quantitativen Daten erlauben eine direkte, auf die Höhenstufe bzw. Assoziation bezogene Interpretation der Anpassungssyndrome und verdeutlichen die selektive Wirkung der klimaökologischen Faktoren im Höhentransekt des östlichen Kongobeckens und am zentralafrikanischen Grabenrand.

Abb. 1. Vertikale Erstreckung der epiphytischen Moosgesellschaften (C) im Höhentransekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe). [A Höhenstufung; B Waldformationen (vgl. Hedberg 1951, Klötzli 1958, Prioul & Sirven 1981, Fischer 1993); 1 Caesalpiniaceen-Tieflandswälder, forêt ombrophile, Pluviisilvae; 2 *Julbernardia-Ocotea* Übergangswald, forêt de transition; 3 Bergregenwälder, forêt ombrophile de montagne, montane forest belt, Laurisilvae; 4 Bergbambuswald, étage à *Arundinaria alpina*, bamboo zone; 5a *Podocarpus-Syzygium-Psychotria*-Wald; 5b Heidebuschwälder, étage des bruyères, ericaceous belt, Ericifruticeta; 6 *Dendrosenecio*-Subpáramo, páramo à *Senecio* et *Lobelia*, alpine belt, Frigidideserta. * systematische Stellung unklar]. (Aus Kürschner 1995)



Ergebnisse und Diskussion

1. Höhenzonierte Verteilung der Lebensformen (Abb. 2,3; Tab. 2,3)

Bei der Analyse der Lebensformen beziehen wir uns auf das von Mägdefrau (1969, 1982) vorgeschlagene System, dessen Grundlage der von Warming (1902) im ökologischen Sinn definierte Begriff Lebensform ist. Danach treten im Transekt des östlichen Kongobeckens und in den angrenzenden Gebirgsstöcken Bäumchen (dendroids), Decke (mat), Filz (weft), Gehänge (pendants), Hochrasen (tall-turf), Kurzrasen (short-turf), Polster (cushion) und Wedel (fan), z. T. deutlich höhenzonierte und stellenäquivalente, auf (Abb. 2,3).

Vorherrschende Lebensform innerhalb der Stammepiphyten der tropischen Tieflandstufe (Gesellschaften des *Lejeuneo flavae*-*Plagiochilion salvadoricae*) ist die der Decke (Abb. 2,3; mittl. GM 65,8 % bzw. 72,4 % Tab. 3). Dies ist auf die Borkenstruktur (glatte Borken) der meisten Phorophyten und die daraus resultierende hohe Dominanz von *Lejeuneaceae*, *Metzgeriaceae* und *Radulaceae* zurückzuführen. Sie besitzen in dieser gleichmäßig feucht-warmen, oberen tropischen Tieflandstufe bei nahezu identischer Basisarchitektur einen hohen Bauwert im diese Höhenstufe kennzeichnenden *Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae*.

Im feuchteren und kühleren Übergangsbereich zur tropisch-montanen Regenwaldstufe am Mt. Ilimo (*Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae prionolejeuneetosum serrulae* 2 Abb. 3) treten verstärkt wedelbildende *Plagiochilaceae* hinzu (*Plagiochila fusifera*, *P. neckeroidea*, *P. salvadorica*; mittl. GM 31,7 % Tab. 3), die den klimaökologisch bedingten Wechsel im Lebensformenspektrum zwischen diesen beiden Höhenstufen und ihren Epiphytengesellschaften bereits andeuten. Andere Lebensformen sind in der oberen tropischen Tieflandstufe von untergeordneter Bedeutung.

Die untere tropisch-montane Regenwaldstufe (Gesellschaften des *Plagiochilion divergentis*) wird von der Lebensform Wedel beherrscht, die im *Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis* (3-5 Abb. 3; mittl. GM 44,1-52,9 % Tab. 3) und im *Plagiochiletum terebrantis* (6 Abb. 3; mittl. GM 60,9 % Tab. 3) der primären, lichtarmen, geschlossenen Bergwälder

zum aspektbestimmenden Gestalttyp wird. Co-dominant bleibt, allerdings mit deutlich geringerem Anteil, die Lebensform Decke, da weiterhin *Lejeuneaceae*, *Metzgeriaceae* und *Radulaceae* wichtiger Bestandteil der Epiphytengesellschaften sind. Auch in der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (*Nebelwaldstufe*, Gesellschaften des *Plagiochilion squamulosae*) bleibt der Wedel die kennzeichnende Lebensform der Gesellschaften lichtarmer, primärer Regenwälder und erreicht im *Plagiochiletum squamulosae* (9 Abb. 3; mittl. GM 64,2 % Tab. 3) einen hohen Anteil. Deutlich differenzierter ist dagegen das Lebensformenspektrum der auf die sekundären, raubborkigen Bergwälder beschränkten laubmoosreichen Gesellschaften. Im *Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae* (10 Abb. 3), der von *Hagenia abyssinica* [fragmentarisches *Hagenietum abyssinicae* (Lebrun 1942) Demaret 1958] geprägten anthropogenen Bergwälder mit stark rissiger, abblätternder Borke, dominiert der Filz (mittl. GM 41,0%). Das auf die *Nuxiafloribunda-Agauria salicifolia*-Wälder beschränkte *Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii* (11 Abb. 3) wird neben dem Filz bereits durch die Lebensform Hochrasen (mittl. GM 40,1 % Tab. 3) geprägt, die als Adaption an offene, einer stärkeren Austrocknung und höheren Einstrahlung ausgesetzten Waldformationen angesehen werden kann. Eine edaphische und klimaökologische Sonderstellung nimmt der *Podocarpus usambarensis-Syzygium rowlandii*-Sumpfwald am Mt. Biega ein (Kabuchok swamp in 2470 m Höhe, Fischer 1993, Kürschner 1995), die auch im Lebensformenspektrum des nur hier auftretenden *Pilotrichello-Frullanietum angulatae* (12 Abb. 3) zum Ausdruck kommt. Die Physiognomie dieser Gesellschaft wird durch Hängemoose (Gehänge, mittl. GM 43,1 % Tab. 3) bestimmt, deren lange Girlanden und Schleier diesem Wald ihr Gepräge geben. Diese Lebensform ist eine typische Anpassung an nasse und luftfeuchte Standorte und tritt auch verstärkt in Gesellschaften entlang von Flußläufen und / oder tief eingeschnittenen Bachschluchten auf (vgl. Frey et al. 1990).

Auch die Epiphytengesellschaften der für die meisten zentral- und ostafrikanischen Vulkane typischen Bergbambuswälder (*Arundinaria alpina*-Stufe, bamboo zone Hedberg 1951) sind, aufgrund der Halmstruktur des Phorophyten, in

Tab. 1. Übersicht über die Lebensformen und die endo- und ektohydrischen Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen der am Aufbau der epiphytischen Bryophytengesellschaften beteiligten Sippen im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe) (zu den Autorennamen vgl. Kürschner 1995) (Lebensformen: Bä Bäumchen, De Decke, Fi Filz, G Gehänge, Hr Hochrasen, Kr Kurzrasen, Po Polster, We Wedel).

	Lebensform	Endo- und ektohydrische Wasserleit- und -speicherungsstrukturen							
		Zentralstrang	Papillen	Rhizoidenfilz	Rimnenbildung	Wassertaschen, -säcke	Alarzellen, Vittae, Ocellen	Ziliare und gesaltene Blätter	Hyalozyten
Hepaticae									
Adelanthaceae									
Adelanthus decipiens	De	-	-	+	+	-	-	-	-
Adelanthus lindenbergianus	Hr	-	-	+	+	-	-	-	-
Aneuraceae									
Aneura pseudopinguis	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Riccardia amazonica	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Riccardia compacta	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Riccardia spp.	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Calypogeiaceae									
Calypogeia fissa	De	-	+	-	-	-	-	-	-
Geocalycaceae									
Chiloscyphus cuspidatus	De	-	+	-	-	-	-	+	-
Chiloscyphus difformis	De	-	-	-	-	-	-	+	-
Chiloscyphus fragrans	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Chiloscyphus martianus	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Chiloscyphus muricatus	De	-	+	-	-	-	-	+	-
Leptoscyphus infuscatus	De	-	-	-	-	-	-	+	-
Herbertaceae									
Herbertus dicranus	Fi	-	-	-	-	-	+	+	-
Herbertus doggeltianus	Hr	-	-	-	-	-	+	+	-
Herbertus lobatus	Hr	-	-	-	-	-	+	+	-
Herbertus subdentatus	Fi	-	-	-	-	-	+	+	-
Jubulaceae									
Frullania angulata	G	-	-	-	-	+	-	-	-
Frullania apicalis	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Frullania arecae	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Frullania depressa	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Frullania ericicoides	De	-	-	-	-	+	-	-	-

<i>Frullania obscurifolia</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Frullania serrata</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Frullania variegata</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Jungermanniaceae</i>									
<i>Anastrophyllum auritum</i>	Fi	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Andrewsianthus bilobus</i>	Fi	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chandonanthus hirtellus</i>	Hr	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Lejeuneaceae</i>									
<i>Aphanolejeunea exigua</i> var. <i>exigua</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Cheilolejeunea krakammae</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Cheilolejeunea pluriplicata</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Cololejeunea zenkeri</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Diplasiolejeunea cornuta</i>	De	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>Diplasiolejeunea kraussiana</i>	De	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>Diplasiolejeunea runssorensis</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Drepanolejeunea physaefolia</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Evansiolejeunea roccatii</i>	Fi	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>Lejeunea caespitosa</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea capensis</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea confusa</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea cyathearum</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea eckloniana</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea flava</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea flavovirens</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea helenae</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea hepaticola</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Lejeunea isophylla</i>	De	-	+	-	(+)	+	-	-	-
<i>Lejeunea tabularis</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Leucolejeunea xanthocarpa</i>	De	-	+	-	(+)	+	-	-	-
<i>Lopholejeunea spec.</i>	De	-	+	-	(+)	+	-	-	-
<i>Marchesinia excavata</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Marchesinia moelleriana</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Microlejeunea africana</i>	De	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Microlejeunea kamerunensis</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Prionolejeunea serrula</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Ptychanthus striatus</i>	De	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Rectolejeunea rhodesiae</i>	De	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Schiffnerolejeunea altimontana</i>	De	-	+	-	(+)	+	-	-	-

Radulaceae									
Radula appressa	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula boryana	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula comorensis	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula fleccida	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula holstiana	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula javanica	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Radula quadrata	De	-	-	-	-	+	-	-	-
Musci									
Brachytheciaceae									
Brachythecium salebrosum	Fi	+	-	-	-	-	+	-	-
Brachythecium vellereum	Fi	+	-	-	-	-	+	-	-
Bryaceae									
Brachymenium nepalense	Kr	+	-	+	-	-	-	-	-
Brachymenium rigidum	Kr	+	-	+	-	-	-	-	-
Brachymenium speirocladum	Kr	+	-	+	-	-	-	-	-
Orthodontium gracile	Kr	+	-	+	-	-	-	-	-
Calymperaceae									
Syrrhopodon armatus ssp. insularum	Kr	-	+	+	-	-	-	-	+
Syrrhopodon gardneri	Kr	-	+	+	-	-	-	-	+
Syrrhopodon gaudichaudii	Kr	-	+	+	-	-	-	+	+
Syrrhopodon incompletus	Kr	-	+	+	-	-	-	-	+
Dicranaceae									
Bryohumbertia flavicoma	Kr	+	-	(+)	-	-	+	-	-
Campylopus hildebrandtii	Hr	+	-	+	-	-	+	-	+
Campylopus nivalis	Hr	+	-	+	-	-	+	-	+
Campylopus perichaetialis	Kr	+	-	+	-	-	+	-	+
Dicranum johnstonii	Hr	+	-	+	-	-	+	-	-
Leucoloma holstii	Fi	-	+	-	-	-	+	-	-
Entodontaceae									
Entodon adyris	De	+	-	-	-	-	+	-	-
Entodon vulcanicus	De	+	-	-	-	-	+	-	-
Fissidentaceae									
Fissidens borgenii	Kr	+	+	-	-	+	-	-	-
Fissidens glauculus	Kr	+	-	-	-	+	-	-	-
Fissidens microcarpus	Kr	+	-	-	-	+	-	-	-

	Lebensform	Endo- und ektohydriche Wasserleit- und -speicherungsstrukturen							
		Zentralstrang	Fapillen	Rhizoidenfilz	Rinnenbildung	Massetaschen, -säcke	Alarzellen, Vittae, Uzellen	Ziliare und gespaltene Blätter	Hyalozyten
Hookeriaceae									
<i>Callicostella lacerans</i>	De	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Daltonia mildbraedii</i>	De	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Lepidopilidium theriotii</i>	(Kr)	-	-	(+)	-	-	-	-	-
<i>Lepidopilum lastii</i>	(Kr)	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lopidium hemiloma</i>	We	-	+	+	-	-	-	-	-
Hypnaceae									
<i>Chrysohypnum frondosum</i>	De	+	-	(+)	+	-	(+)	-	-
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>cupressiforme</i>	De	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Hypnum cupressiforme</i> var. <i>townsendii</i>	De	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Isopterygium mbangae</i>	Fi	-	-	(+)	-	-	+	-	-
<i>Mittenothamnium reptans</i>	We	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Rhacopilopsis kilimandscharica</i>	Fi	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Rhacopilopsis transvaaliensis</i>	Fi	-	-	(+)	-	-	+	-	-
<i>Rhacopilopsis trinitensis</i>	De								-
Hypopterygiaceae									
<i>Hypopterygium laricinum</i>	We	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hypopterygium mildbraedii</i>	Bä	+	-	-	-	-	-	-	-
Leskeaceae									
<i>Hylocomiopsis cylindricarpa</i>	Fi	+	-	(+)	-	-	-	-	-
Leucobryaceae									
<i>Leucobryum</i> cf. <i>acutifolium</i>	Kr	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Octoblepharum albidum</i>	Kr	-	-	-	-	-	-	-	+
Leucophanaceae									
<i>Leucophanes angustifolium</i>	Kr	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Leucophanes molleri</i>	Kr	-	-	-	-	-	-	-	+
Meteoriaceae									
<i>Floribundaria floribunda</i>	G	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pilotrichella profusicaulis</i>	G	-	-	-	+	-	-	-	-

Neckeraceae									
Calyptothecium hoehnelii	We	-	-	-	-	-	+	-	-
Homaliiodendron piniforme	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Neckera platyantha	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Neckera remota	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Porothamnium stipitatum	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Porotrichum elongatum	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Porotrichum molliculum	We	-	-	-	-	-	-	-	-
Orthotrichaceae									
Macrocoma abyssinica	De	-	-	-	-	-	-	-	-
Macromitrium bequaertii	Kr	-	+	+	-	-	-	-	-
Schlotheimia cf. bequaertii	Po	-	-	+	-	-	-	-	-
Zygodon intermedius	Po	-	+	+	-	-	-	-	-
Zygodon reinwardtii	Kr	-	(+)	+	-	-	-	-	-
Zygodon roccatii	Kr	-	+	+	-	-	-	-	-
Pottiaceae									
Leptodontium viticulosoides	Hr	-	+	-	-	-	-	-	-
Rhizogoniaceae									
Pyrrhobryum spiniforme	Hr	+	-	-	-	-	-	-	-
Sematophyllaceae									
Acroporium prionophylax	De	-	-	-	-	-	+	-	-
Donnellia matutina	Fi	+	-	-	-	-	+	-	-
Sematophyllum brachytheciiforme	De	-	-	-	-	-	+	-	-
Sematophyllum nebulosum	De	-	-	-	-	-	+	-	-
Sematophyllum stylites	De	-	-	-	-	-	+	-	-
Trichosteleum percilleanum	De	-	-	-	-	-	+	-	-
Wijkia trichocolea	Fi	-	-	-	-	-	+	-	-
Thuidiaceae									
Thuidium chenagonii	De	+	+	-	-	-	-	-	-
Thuidium versicolor	Fi	+	+	-	-	-	-	-	-

ihrem Lebensformenspektrum stark eingeschränkt. Die Besiedlung der äußerst glatten Internodienflächen der Bambushalme ist meist nur den flach angedrückt wachsenden Lejeuneaceae, Metzgeriaceae und Radulaceae möglich (Pócs 1982, Kürschner 1995), so daß hier, wie in der tropischen Tieflandstufe, erneut die Lebensform Decke dominiert. Erst in späteren Sukzessionssta-

dien und auch auf den rauheren Knotenflächen kann eine Besiedlung durch wedelbildende *Plagiochila*-Arten erfolgen. Auf diese Bedeutung der Wuchsform bei der Besiedlung von *Arundinaria alpina*-"Stämmen" weist schon Pócs (1982) hin. Andere Lebensformen [Filz (z.B. *Donnellia matutina*), Kurz- und Hochrasen (z.B. *Brachymerium speirocladum*, *Leptodontium vi-*

ticulosoides)] treten nur vereinzelt auf und sind auf die Knotenfläche beschränkt.

In der durch häufige, aus der Bergwaldstufe aufsteigende Treibnebel und durch Austrocknung gekennzeichneten tropisch-subalpinen Stufe am zentralafrikanischen Grabenrand (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) findet sich ein Mosaik verschiedenster Lebensformen, deren Anteil von der Lage und Exposition (Luv-Lee-Effekt) der Epiphytengesellschaften (Gesellschaften des *Plagiochilion colorantis*) bestimmt wird. Im *Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae* (13 Abb. 3) des gymnospermenreichen, luftfeuchten und tieferschattigen *Podocarpus-Syzygium-Psychotria*-Bergwaldes dominieren auf den glatten Borken die für diese Bedingungen präadaptierten Lebensformen Decke, Filz und Wedel. Sie vermitteln mit diesem Spektrum noch deutlich zu den Gesellschaften der perhumiden, lichtärmeren oberen Bergwaldstufe. Dagegen tritt im bereits einer stärkeren Einstrahlung, hohen Evaporation und Austrocknung ausgesetzten *Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii* (14 Abb. 3) der subalpinen Heidebuschwälder die Lebensform Hochrasen hinzu.

Der Hochrasen wird in der tropisch-subalpinen/alpinen Stufe zur bestimmenden Lebensform (*Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii herbertetosum doggeltiani*, 15 Abb. 3; mittl. GM 56,4 % Tab. 3; *Sematophyllo-Campylopetum nivalis* 16 Abb. 3; mittl. GM 67,8 % Tab. 3) in den Epiphytengesellschaften und dominiert hier die streifig-abblätternen Borken der Ericaceen (*Erica arborea*, *E. rugensis*, *Philippia johnstonii*) und rauhen, tief-rissigen Borken von *Dendrosenecio johnstonii* ssp. *kahuziensis*. Physiognomisch fällt er durch kompakte, polsterartige, bis zu 60 cm durchmessende, kugelige "Moosbälle" mit hoher Wasserspeicherkapazität auf. Er muß als optimale Anpassung bzw. ökologisches Äquivalent an das diese Höhenstufe kennzeichnende und starken Schwankungen unterliegende Einstrahlungs- und Frostwechselklima gesehen werden.

2. Höhenzonierte Verteilung der Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen (Abb. 4-13, Tab. 4)

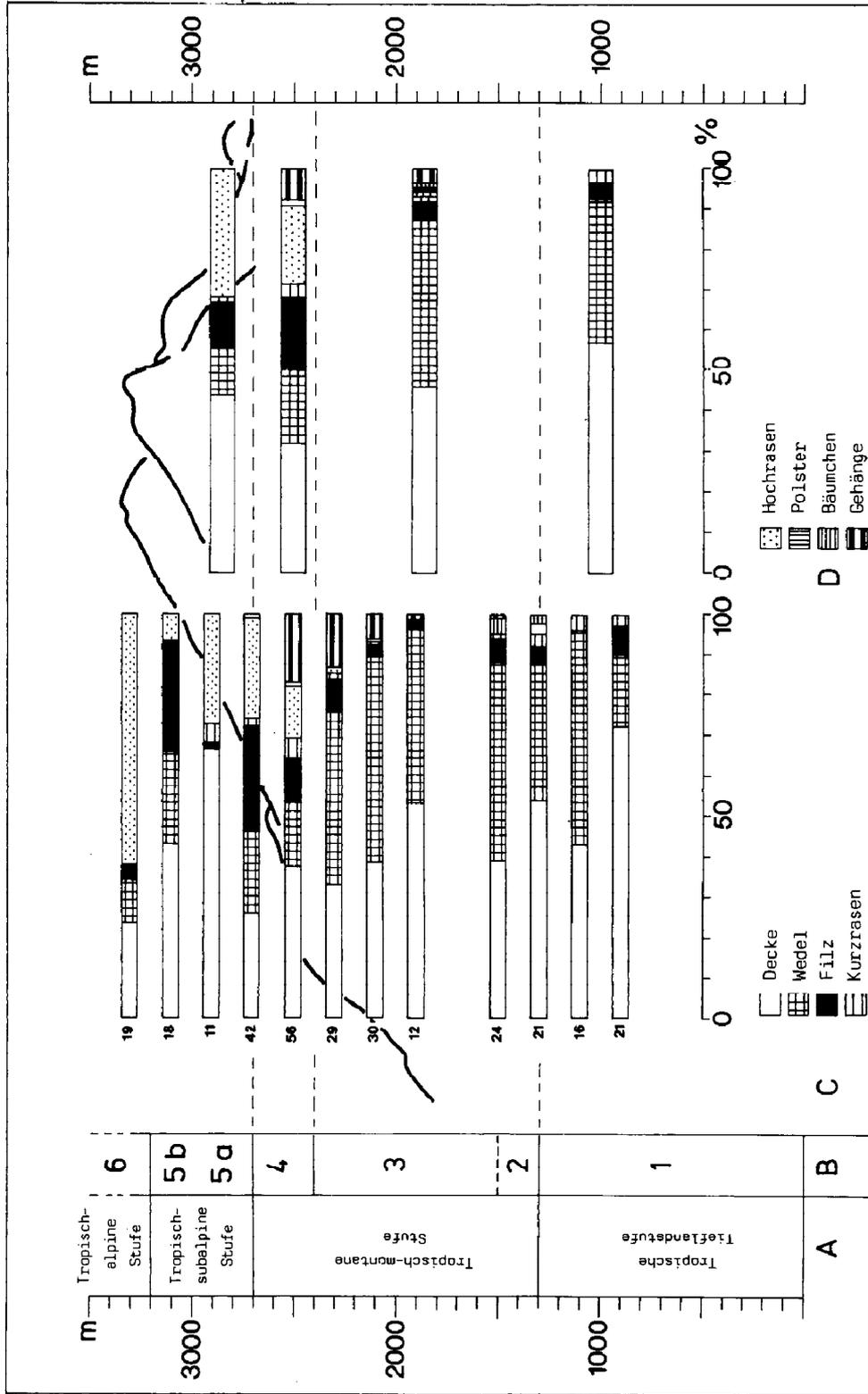
Für die morphologisch-anatomischen Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen, die mit den Erscheinungen der äußeren (ekto-) und inneren (endohydrischen) Wasserleitung verbunden sind, wird auf die Arbeiten von Herzog (1925, 1926), Goebel (1930), Lorch (1931), Mägdefrau (1935) und Buch (1945, 1947) zurückgegriffen. Zu den endohydrischen Wasserleitstrukturen bei Moosen gehört der Zentralstrang in der Gametophytenachse, der aus wasserleitenden Hydroiden (Hadrom) aufgebaut ist. Er ist bei den ursprünglicheren akrokarpnen Laubmoosen i.d.R. gut entwickelt und erfährt bei abgeleiteten Sippen eine zunehmende (progressive) Reduktion.

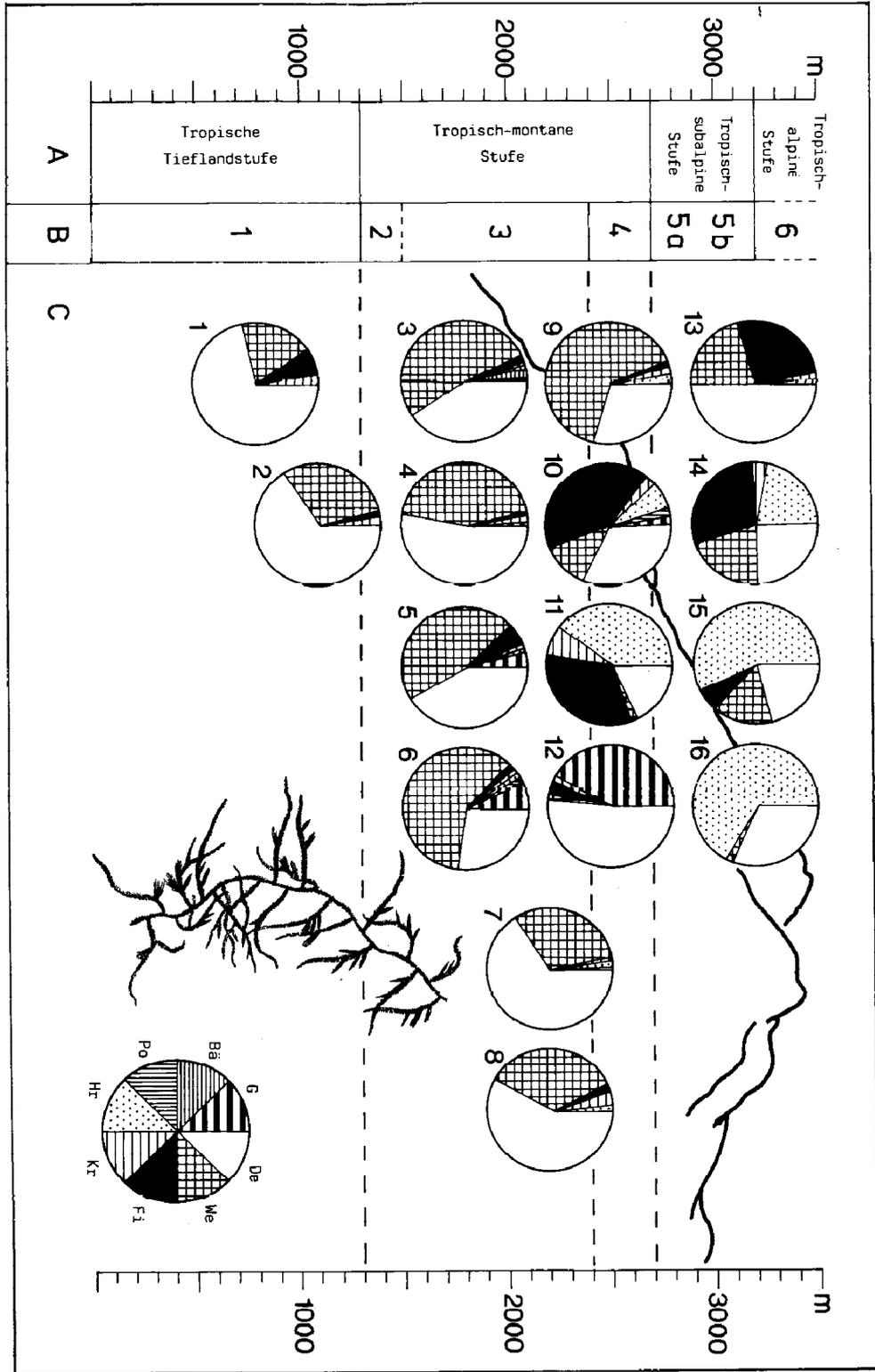
Unter den ektohydrischen Strukturen wurde zwischen

- epiorganen Kapillarsystemen (Papillen, Mamilen, Abb. 4.1),
- Rhizoidenfilz (Bildung dichter kapillarer Räume, in denen Wasser geleitet und gespeichert werden kann, Abb. 4.2),
- zusammenhängenden interorganen Kapillarsystemen [sich rinnig überlappende Blätter, die nach oben oder nach unten gekrümmt sind, so daß der beblätterte Gametophyt einer Rinne (Rinnenbildung) gleicht, Abb. 5.3-5],
- isolierten interorganen Kapillarsystemen [Bildung von Wassertaschen (kapillarer Zwischenraum) durch umgeschlagene Unterlappen bei den Lejeuneaceae (Abb. 4.3) und Radulaceae (Abb. 4.4); ein funktionell vergleichbarer kapillarer Raum entsteht auch durch die Blattflügelbildung bei den Fissidentaceae, bzw. Wassersäcken bei den Frullaniaceae],
- isolierten intraorganen Kapillarsystemen (Alarzellen, Vittae, Ocellen Abb. 5.1,2)
- und zusammenhängenden intraorganen Kapillarsystemen [oft durch Poren miteinander verbundene, tote hyaline Zellen (Hyalozyten, Abb. 4.5,6; 5.10)]

unterschieden (vgl. Frey et al. 1990). Vielfach

Abb. 2. Lebensformen (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und ihre Verteilung im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe) bezogen auf die Höhenstufen (200 m-Isohypsenintervalle, C; zu A, B vgl. Abb. 1).





Tab. 2. Lebensformen, Anpassungsstrukturen und ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und Verteilung im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt.Biega, Mt.Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe)(200 m-Isopysenintervalle).

	Höhenstufe	900 m	1100 m	1300 m	1500 m	1900 m	2100 m	2300 m	2400 m	2500 m	2700 m	2900 m	3100 m	3200-3300 m
	Artenzahl	21	16	21	24	12	30	29	26	56	42	11	18	19
Lebensform	Decke	71,8	43,0	54,3	39,0	53,2	38,5	33,4	59,6	37,7	26,1	66,4	43,1	23,6
	Wedel	18,8	53,0	34,2	49,1	43,6	50,6	42,6	34,4	16,6	20,2	-	23,0	11,3
	Filz	6,9	-	4,0	6,0	2,4	3,0	7,9	1,1	11,2	25,8	1,3	27,7	3,8
	Kurzrasen	2,5	4,0	3,0	0,6	-	0,2	1,8	3,3	4,1	1,0	4,7	-	-
	Hochrasen	-	-	2,2	-	-	0,4	-	1,5	13,0	25,8	27,6	6,2	61,3
	Polster	-	-	-	-	-	-	0,8	0,1	1,0	0,2	-	-	-
	Bäumchen	-	-	2,3	4,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	Gehänge	-	-	-	1,0	0,8	7,3	13,5	-	16,4	-	-	-	-
Endo- und ektohydrische Wasserleit- und -speicherungsstrukturen	Zentralstrang	0,3	-	5,9	4,8	-	2,1	12,6	3,9	21,5	22,1	32,2	6,7	18,9
	Papillen	59,1	12,3	47,7	19,5	44,4	22,3	24,1	32,4	23,4	20,6	61,1	28,7	13,6
	Rhizoidenfilz	3,2	-	2,8	5,5	0,8	3,6	13,7	3,3	21,8	24,4	36,9	12,9	21,0
	Rinnenbildung	9,8	16,4	4,7	1,5	10,5	12,1	21,2	13,0	36,2	38,3	11,9	58,5	30,9
	Wassertaschen, Wassersäcke	68,4	37,5	54,9	23,0	49,7	32,6	36,9	55,0	34,8	21,2	61,1	29,7	13,8
	Alarzellen, Vittae, Ocellen	1,2	-	0,1	0,3	1,2	1,8	1,8	4,9	12,6	24,0	29,4	11,3	43,2
	Ziliate und gespaltene Blätter	0,4	0,1	0,3	0,2	1,4	-	4,8	-	5,1	13,6	1,3	33,6	42,1
	Hyalozysten	2,0	2,0	0,6	0,1	-	0,4	-	-	11,2	19,4	27,5	6,7	18,9
	Andere Anpassungsmerkmale	14,9	58,3	36,0	64,4	45,6	52,6	43,1	37,3	17,8	15,3	0,2	10,9	1,4

Abb. 3 (links). Lebensformen (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und ihre Verteilung in den verschiedenen Epiphytengesellschaften (C) im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt.Biega, Mt.Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe [zu A,B vgl. Abb. 1; C Epiphytengesellschaften: 1,2 Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae (1 Subass. plagiochiletosum praemorsae, 2 Subass. prionolejeuneetosum serrulae); 3-5 Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis (3 Subass. plagiochiletosum fusiferae, 4 Subass. plagiochiletosum heterostipae, 5 Subass. typicum); 6 Plagiochiletum terebrantis; 7,8 Drepanolejeuneo-Microlejeuneetosum africanae (7 Subass. plagiochiletosum divergentis, 8 Subass. plagiochiletosum squamulosae); 9 Plagiochiletum squamulosae; 10 Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae; 11 Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii; 12 Pilotrichello-Frullanietum angulatae; 13 Plagiochilo-Lejeuneetosum hepaticolae; 14,15 Plagiochilo-Evansiolejeuneetosum roccatii (14 Subass. campylopetosum hildebrandtii, 15 Subass. herbertetosum doggeltiani); 16 Sematophyllo-Campylopetum nivalis].

	Assoziationen (vgl. Kürschner 1995)	Lebensform							
		Decke	Wedel	Filz	Kurzrasen	Hochrasen	Polster	Bäunchen	Gehänge
Lejeuneo flavae- Plagiochilium salvadoricae	Marchesinio-Plagiochiletum selvedoricae plagiochiletosum praemorsae	72,4	18,6	6,7	2,3	-	-	-	-
	Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae prionolejeuneetosum serrulae	65,8	31,7	0,5	2,0	-	-	-	-
Plagiochilium divergentis	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis plagiochiletosum fusiferae	40,6	52,9	2,1	0,5	0,4	-	3,0	0,5
	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis plagiochiletosum heterostipae	52,7	44,1	0,8	1,6	-	-	-	0,8
	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis typicum	41,8	46,6	5,6	0,5	0,2	-	-	5,3
	Plagiochiletum terebrantis	26,8	60,9	0,3	0,6	1,9	0,5	-	9,0
	Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae plagiochiletosum divergentis	66,0	31,6	-	0,6	1,2	0,6	-	-
Plagiochilium squamosae	Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae plagiochiletosum squamosae	58,3	35,0	1,3	3,9	1,5	-	-	-
	Plagiochiletum squamosae	29,5	64,2	1,3	2,3	2,7	-	-	-
	Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae	32,6	11,9	41,0	2,1	8,0	2,6	-	1,8
	Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii	18,1	0,8	34,4	6,6	40,1	-	-	-
	Pilotrichello-Frullanietum angulatae	52,9	0,5	3,2	0,3	-	-	-	43,1
Plagiochilium colorantis	Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae	50,0	20,6	27,6	1,4	0,4	-	-	-
	Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii campylopetosum hildebrandtii	24,3	21,0	29,5	3,7	21,5	-	-	-
	Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii herbertetosum doggeltiani	20,8	16,2	6,6	-	56,4	-	-	-
	Sematophyllo-Campylopetum nivalis	32,1	0,1	-	-	67,8	-	-	-

Tab. 3. Lebensformen und ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) in epiphytischen Moosesellschaften im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt.Biega, Mt.Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe).

gehen diese Strukturen fließend ineinander über. Damit können zwar Koinzidenzen aufgezeigt werden, experimentelle Daten zu ihrer Funktion, Leistungsfähigkeit und Effizienz zur Absicherung kausaler Zusammenhänge stehen aber aus.

In diese Überlegungen zum Wasserhaushalt wurden auch Strukturen (tief gespaltene Blätter, in Zellfäden aufgelöste "filzige" Blätter, mit Zilien besetzte Blattränder, (Abb. 5.6-9) und Lebensformen (Abb. 5.7,8) einbezogen, an denen in der perhumiden Nebelwaldstufe oder in der, durch aufsteigende Treibnebel gekennzeichneten tropisch-subalpinen Stufe, Wassertropfen kondensieren können (Nebelkämmen). Dadurch wird den Sippen flüssiges Wasser zur Aufrechterhaltung der physiologischen Lebensprozesse zur Verfügung gestellt. Zusätzlich können in diesen kapillaren Zwischenräumen beträchtliche Mengen an Wasser, im Bereich der Waldgrenze bis zu 18000 l/ha (Frahm 1994), gespeichert werden.

Sippen mit deutlichem Zentralstrang, in dem eine innere Wasserleitung stattfinden kann, treten mit höheren Anteilen erst an den offeneren Standorten (hoher Lichteinfall, tagesperiodisch schwankende Luftfeuchtigkeit) in der oberen tropisch-montanen und in der tropisch-subalpinen/alpinen Stufe auf (Abb. 6). Nur in den Epiphytengesellschaften der sekundären Bergwälder und in den, durch zunehmende Trockenheit gekennzeichneten Heidebuschwäldern und im *Dendrosenecio-Subpáramo* sind zentralstrangführende Brachytheciaceae, Bryaceae, Dicranaceae, Entodontaceae, Hypnaceae und Leskeaceae konkurrenzkräftiger und wesentlich am Aufbau der Gesellschaften beteiligt (Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae 2 Abb. 12; mittl. GM 55,8 % Tab. 4; Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii 3 Abb. 12; mittl. GM 46,9 % Tab. 4; Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii campylopetosum hildebrandtii 2 Abb. 13; mittl. GM 14,8 % Tab. 4; Sematophyllo-Campylopetum nivalis 4 Abb. 13; mittl. GM 49,1 % Tab. 4). Dabei werden die stark wechselnden Feuchtigkeitsbedingungen in diesen Höhenstufen durch die innere Wasserspeicherkapazität der Hydroiden ausgeglichen (vgl. Frey et al. 1990).

In den, durch ein ausgeglichenes, perhumides Klima gekennzeichneten lebermoosreichen Gesellschaften der primären Wälder in der tropischen Tieflandstufe und der tropisch-montanen

Regenwaldstufe sind Laubmoose i.d.R. nicht konkurrenzkräftig und der Zentralstrang daher als Anpassungsmerkmal von untergeordneter Bedeutung.

Papillen als epiorrganes Kapillarsystem mit Regulationsfunktion im Wasserhaushalt (schnelle Wasserleitung und gleichmäßige Befeuchtung der Blattoberfläche, Proctor 1982, Castaldocobianchi & Giordano 1984, Frey et al. 1990) treten mit relativ hoher Wertigkeit sowohl in den Gesellschaften der tropischen Tieflandstufe (Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae Abb. 6,9; mittl. GM 54,8 % bzw. 44,7 % Tab. 4) der unteren tropisch-montanen Regenwaldstufe (Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis plagiochiletosum heterostipae 2 Abb. 10; mittl. GM 43,9 % Tab. 4) und im Bergbambuswald (Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae Abb. 11; mittl. GM 39,1 % bzw. 28,1 % Tab. 4), als auch in der tropisch-subalpinen Stufe auf (Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae (1 Abb. 13; mittl. GM 39,7 % Tab. 4). Auch in allen anderen Gesellschaften und Höhenstufen ist dieses Strukturmerkmal, wenn auch mit unterschiedlichen Anteilen im Spektrum, präsent (Abb. 6). Die funktionelle Bedeutung der Papillen ist bis heute aber nicht restlos geklärt.

Rhizoidenfilze, als eine Möglichkeit der Wasseraufnahme und der kapillaren ektohydrischen Wasserleitung, zeigen, bezogen auf den Höhenstufengradienten (Abb. 6) wie auch auf die Gesellschaften (Abb. 9-13) ein ähnliches Verteilungsmuster wie das bereits für den Zentralstrang geschilderte. Sie erreichen nur in den einer stärkeren Austrocknung unterliegenden offeneren Bergwaldgesellschaften und in der tropisch-subalpinen/alpinen Stufe höhere Wertigkeiten im Spektrum und sind in ihrem Vorkommen im Höhenraster auf Adelanthaceae, Bryaceae, Calymperaceae, Dicranaceae, Hookeriaceae, Hypnaceae und Orthotrichaceae beschränkt.

Rinnenbildung tritt zwar auch in der tropischen Tieflandstufe (Abb. 7) auf, fällt aber erst in der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii 3 Abb. 12; mittl. GM 39,6 % Tab. 4; Pilotrichello-Frullanietum angulatae 4 Abb. 12; mittl. GM 78,3 % Tab. 4) und der tropisch-subalpinen/alpinen Stufe (Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae 1 Abb. 13; mittl. GM 46,5 % Tab. 4; Plagiochilo-Evansiolejeu-

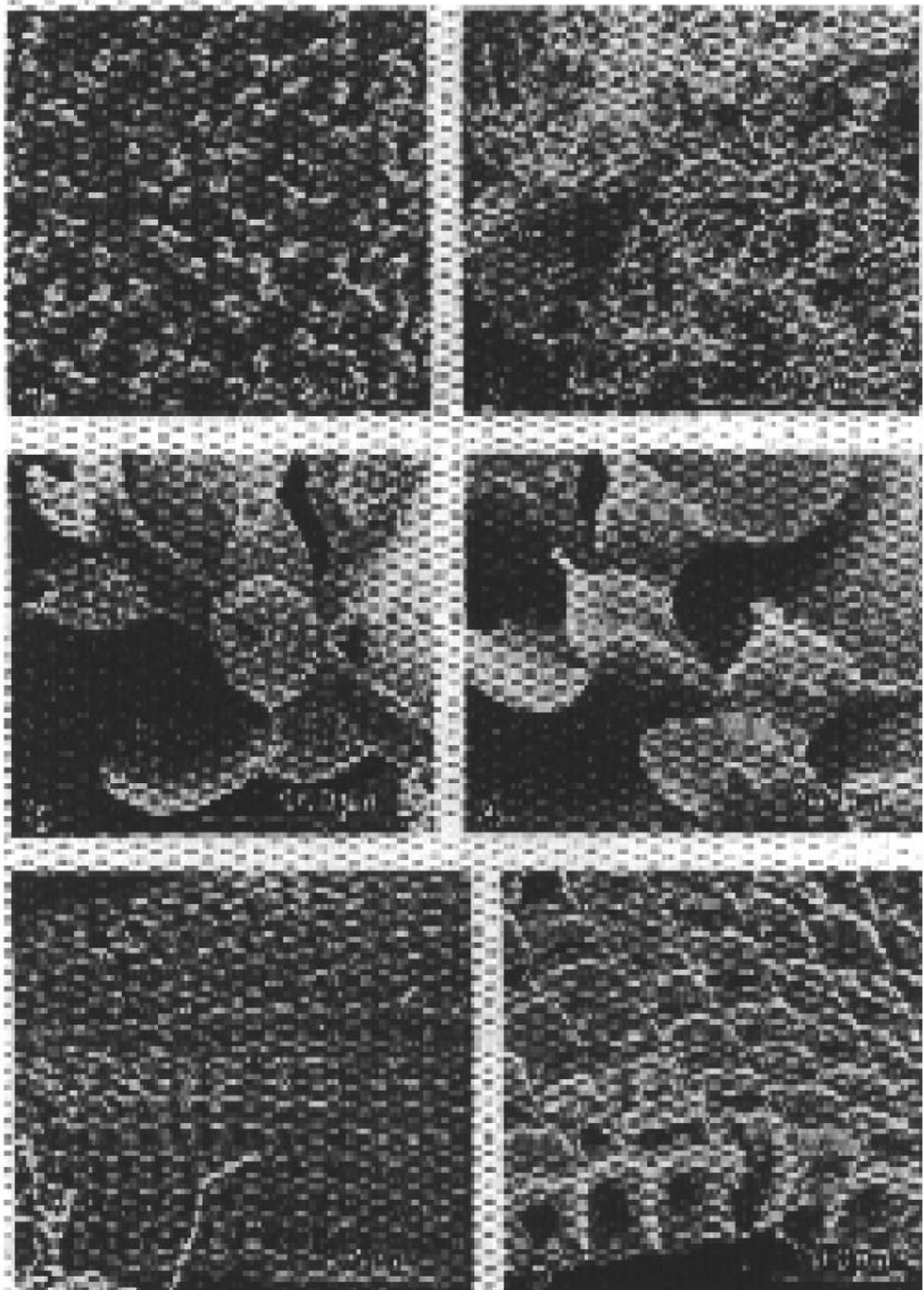


Abb. 4. Strukturen der Wasserleitung und Wasserspeicherung (REM-Aufnahmen). 1 *Leptodontium viticulosoides*, Papillen; 2 *Macromitrium bequartii*, Rhizoidenfilz; 3 *Lejeunea caespitosa*, Wassertaschen; *Radula comorensis*, Wassertaschen; 5,6 *Syrrhopodon gardneri*, durch Poren miteinander verbundene und nach außen offene Hyalozyten.



Abb. 5. Strukturen der Wasserleitung und Wasserspeicherung. 1, 2 *Sematophyllum brachytheciiforme*, Alarzellen; 3 *Marchesinia excavata*, Stämmchen von der Unterseite, Rinnenbildung; 4 *Evansiolejeunea roccatii*, Stämmchen von der Unterseite, Rinnenbildung; 5 *Pilotrichella profusicaulis*, Rinnenbildung; 6-8 *Herbertus doggeltianus*, tief geteilte Blätter (6), Hochrasen (7, 8); 9 *Leptoscyphus infuscatus*, Blätter mit ziliatem Rand; 10 *Campylopus nivalis*, Querschnitt durch ein Blatt mit Hyalozysten (nach Frahm 1985).

neetum roccatii 3 Abb. 13; mittl. GM 70,3 % Tab. 4) durch höhere Anteile im Spektrum ins Gewicht. Dabei besteht über die eigentliche Funktion dieses Strukturmerkmals, das v.a. bei den afro-montanen Vertretern der Adelanthaceae, Hypnaceae, Jungermanniaceae, Lejeuneaceae und Lepidoziaceae auftritt, keine Einigkeit. Zum Einen erleichtert die Rinnenbildung die Speicherung und Leitung von Wasser, zum Anderen eignet sie sich aber auch zum schnellen Ableitung von überschüssigem Wasser zur Aufrechterhaltung des Gasaustausches (Konvergenzmerkmal zur Träufelspitze vieler tropischer Phanerogamenblätter). Letztere Funktion ist, in Verbindung mit der Lebensform Gehänge bei *Pilotrichella profusicaulis* (Meteoriaceae, Abb. 5.5) denkbar, die hochdominante Kennart des unter permanent hoher Luftfeuchtigkeit siedelnden Pilotrichello-Frullanietum angulatae ist. Wassertaschen und Wassersäcke (kapillare Wasserrückhalteräume) sind sippenspezifische Strukturen der Jubulaceae (Frullaniaceae), Lejeuneaceae, Radulaceae und Fissidentaceae. Größere Anteile im Spektrum erreichen sie, aufgrund des hohen Bauwertes dieser Sippen, in den Stammepiphytengesellschaften der glattborkigen Phorophyten der oberen tropischen Tieflandstufe (Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae Abb. 9; mittl. GM 68,9 % bzw. 60,9 % Tab. 4), in der unteren tropisch-montanen Regenwaldstufe (Plagiochiletum divergentis 2 Abb. 10; mittl. GM 49,5 % Tab. 4), in der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae der Bergbambuszzone Abb. 11; mittl. GM 55,8 % bzw. 54,4 % Tab. 4; Pilotrichello-Frullanietum angulatae 4 Abb. 12; mittl. GM 57,4 % Tab. 4) und im Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae (1 Abb. 13; mittl. GM 40,5 % Tab. 4) der tropisch-subalpinen Stufe. In den Gesellschaften der tropisch-alpinen Stufe und auf Phorophyten mit rauher Borke treten sie als Anpassungsmerkmal dagegen deutlich zurück (Abb. 7). Dies läßt darauf schließen, daß es trotz ausgeglichener Makroklima in der Tiefland- und

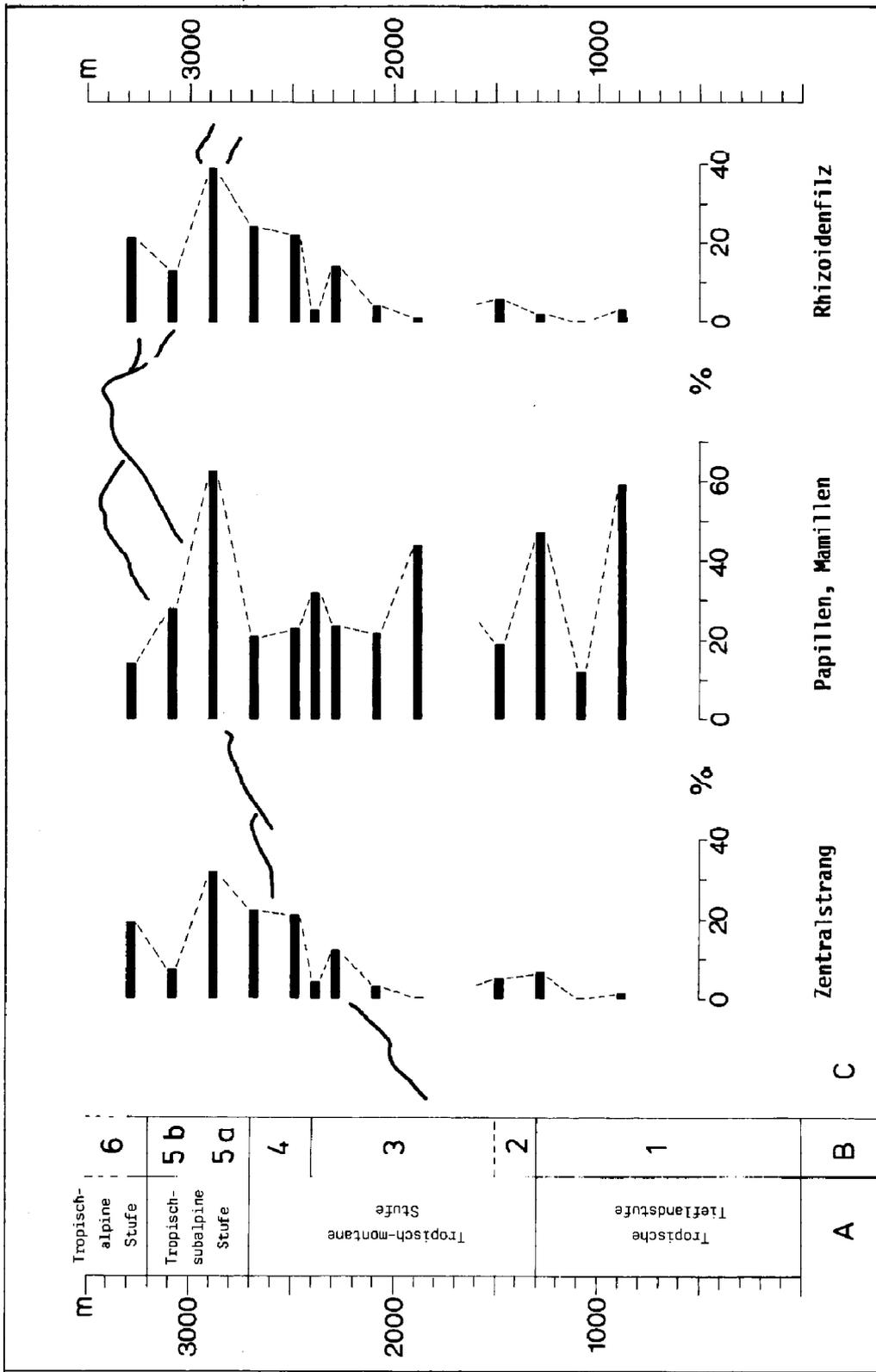
Bergwaldstufe auf den glatten Borken infolge schnellen Abflusses zu Defiziten in der Wasserzufuhr kommen kann, die durch diesen Mechanismus der kurzfristigen Wasserspeicherung, in Verbindung mit der Lebensform Decke, überbrückt werden können.

Alarzellen, Vittae und Ocellen (erweiterte Blattzellen in der Blattmitte) können als isolierte, intraorgane Kapillarsysteme interpretiert werden. Sie treten bei Brachytheciaceae, Dicranaceae, Entodontaceae, Herbertaceae, Hypnaceae, Sematophyllaceae und einigen Lejeuneaceae (z.B. *Diplasiolejeunea cornuta*) auf und erreichen dementsprechend hohe Anteile im Spektrum in der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii 3 Abb. 12; mittl. GM 38,0 % Tab. 4) und der tropisch-alpinen Stufe (Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii herbertetosum doggeltiani 3 Abb. 13; mittl. GM 55,6 % Tab. 4; Sematophyllo-Campylopetum nivalis 4 Abb. 13; mittl. GM 91,6 % Tab. 4).

Ziliate und tief gespaltene Blätter, denen in Kombination mit der Lebensform Hochrasen (z.B. Herbertaceae) Filz und Wedel eine Rolle bei der Kondensation von Wasserdampf (Nebelkämmen) zukommt (vgl. Frey et al. 1990), treten mit signifikant hohen Anteilen erst in der tropisch-alpinen Stufe auf (Gesellschaften des Plagiochilion colorantis, Abb. 8, 13). In dieser, infolge der hohen Einstrahlung einer täglichen Austrocknung unterliegenden xerischen Höhenstufe ist Nebelkämmen einer der entscheidenden Mechanismen, den aus der Bergwaldstufe aufsteigenden Treibnebeln Wasser zu entziehen und dadurch den Trockenstress zu mildern. In der perhumiden Bergwaldstufe fallen diese Strukturen nahezu ganz aus, oder erreichen, wie auch in der tropischen Tieflandstufe, keine nennenswerten Anteile im Spektrum (Abb. 8).

Hyalozyten, die zusammenhängende intraorgane Kapillarsysteme bilden, denen eine mittel- bis langfristige Wasserspeicherkapazität zugeschrieben werden kann (Egunyomi 1979, Robinson 1985), sind im untersuchten Höhentransekt auf die kurz-

Abb. 6 (rechts). Endo- und ektohydriche Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen (C), ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und ihre Verteilung im Höhentransekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe) (zu A, B vgl. Abb. 1).



Tab. 4. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydrische Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) und ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) in epiphytischen Moosgesellschaften im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe).

	Assoziationen (vgl. Kürschner 1995)	Endo- und ektohydrische Wasserleit- und -speicherungsstrukturen									
		Zentralstrang	Pepillen	Rhizidenfilz	Rinnenbildung	Wassertaschen, -säcke	Alarzellen, Vittae, Ocellen	Ziliare und gespaltene Blätter	Hyalozysten	Andere Anpassungsmerkmale	
Lejeuneo flavae- Plagiochilium salvadoricae	Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae plagiochiletosum praemorsae	0,4	54,8	3,2	9,8	68,9	2,4	0,4	1,9	22,3	
	Marchesinio-Plagiochiletum salvadoricae prionolejeuneetosum serrulae	1,8	44,7	-	13,5	60,9	0,1	0,5	1,3	33,0	
Plagiochilium divergentis	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis plagiochiletosum fusiferae	3,5	25,7	5,0	10,9	30,1	2,0	0,4	0,3	59,5	
	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis plagiochiletosum heterostipae	-	43,8	0,2	10,5	49,5	2,4	1,3	-	46,2	
	Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis typicum	2,4	18,4	6,9	10,3	26,2	7,7	0,5	0,2	55,6	
	Plagiochiletum terebrantis	1,7	18,8	1,7	13,5	21,6	1,6	0,9	0,2	62,3	
	Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae plagiochiletosum divergentis	0,6	39,1	0,6	17,6	55,8	9,2	-	-	32,5	
Plagiochilium squamosae	Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae plagiochiletosum squamosae	4,6	28,1	3,8	3,3	54,4	9,7	-	-	38,9	
	Plagiochiletum squamosae	2,3	15,2	3,6	6,3	17,5	1,3	-	-	63,1	
	Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae	55,8	24,8	45,4	18,4	24,5	19,5	-	7,9	13,5	
	Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii	46,9	13,6	43,7	39,6	13,9	38,0	9,1	36,7	7,6	
	Pilotrichello-Frullanietum angulatae	0,4	40,1	3,1	78,3	57,4	3,1	4,9	-	3,2	
Plagiochilium colorantis	Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae	1,4	39,7	5,9	46,5	40,5	5,5	28,2	-	7,4	
	Plagiochilo-Evensiolejeuneetum roccatii campylopetosum hildebrandtii	14,8	20,3	23,9	70,3	23,5	26,9	25,6	14,8	1,5	
	Plagiochilo-Evensiolejeuneetum roccatii herbertetosum doggeltiani	1,7	20,1	4,9	42,1	18,5	55,6	56,5	1,7	0,4	
	Sematophyllo-Campylopetum nivalis	49,1	7,1	49,1	13,6	7,1	91,6	18,6	49,1	1,2	

und hochrasenbildenden Calymperaceae, Dicranaceae, Leucobryaceae und Leucophana-ceae beschränkt. Deutlich vertreten im Anpassungsspektrum sind diese Strukturen daher nur in den offenen Bergwäldern der oberen tropisch-montanen Regenwaldstufe (Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii 3 Abb. 12; mittl. GM 36,7 % Tab. 4) und in den xerophytischen Gesellschaften der tropisch-alpinen Stufe (Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii campylopetosum 2 Abb. 13; mittl. GM 14,8 % Tab. 4; Sematophyllo-Campylopetum nivalis 4 Abb. 13; mittl. GM 49,1 % Tab. 4), wo diese Fähigkeit zur Wasserspeicherung zur Dominanzkraft dieser Sippen beiträgt. In allen anderen Gesellschaften und Höhenstufen sind sie nur mit geringen Anteilen vertreten (Abb. 8).

Eine ganze Reihe der in den pflanzensoziologischen Aufnahmen erfaßten Stammepiphyten weisen jedoch keine der von dieser Strukturanalyse erfaßten Anpassungsmerkmale auf. Ihr gewichteter Anteil erreicht v.a. in der von *Plagiochila*-Arten geprägten, tropisch-montanen Regenwaldstufe sehr hohe Werte (Abb. 10, Tab. 4), die auf die hohe Dominanz dieser an morphologischen Anpassungsstrukturen sehr armen *Plagiochila*-Arten zurückzuführen sind. Diese Sippen kompensieren offenbar durch ihre Lebensform Wedel, dessen senkrecht zu einfallendem Licht orientiertes Sproß- und Blattsystem sich neben einer effektiven Ausnutzung des Restlichtes auch zum Nebelkämmlen eignet, eine ganze Reihe der untersuchten Anpassungsstrukturen. Bezieht man daher die Werte des mittleren Gruppenmengenanteils für die Lebensform Wedel (Tab. 3) in die Analyse der Anpassungsstrukturen mit ein, relativiert sich dieser scheinbar hohe Wert anderer Anpassungsmerkmale. Im Beispiel des an Anpassungsstrukturmerkmalen schwach gekennzeichneten *Plagiochiletum terebrantis* der Bergwaldstufe (Tab. 4) reduziert sich, vorausgesetzt die Annahme der Kompensation trifft zu, bei Berücksichtigung des mittl. GM für die Lebensform Wedel (Tab. 3) der Anteil an anderen Anpassungsmerkmalen von 62,3 % auf 1,4 %.

Faßt man diese beschriebene Verteilung von Lebensformen und ausgewählten ekto- und endohydrischen Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen im Höhentransekt des östlichen Kongobeckens und den Gebirgsmassiven des

zentralafrikanischen Grabens zusammen, lassen sich größere Gemeinsamkeiten erkennen, durch die auf adaptive Tendenzen geschlossen werden kann. In Abhängigkeit des ausgeprägten ökologischen Gradienten entstanden aufgrund paralleler Merkmalsevolution gemeinsame Differenzierungsmuster und Anpassungssyndrome, die eine wichtige Rolle bei der Besiedlung, Einnischung und der Interpretation der auftretenden Verbreitungsmuster der Sippen und Gesellschaften spielen. Dabei kommt es zur Herausbildung auffällender Korrelationen zwischen ökologischer Höhenstufe, Lebensform, morphologisch-anatomischen Merkmalskomplexen und ganzen Verwandtschaftskreisen (Familien, Gattungen), die auf eine direkte Anpassung, Sippendifferenzierung und Einnischung vieler Epiphyten hindeuten.

In der isothermen, humiden tropischen Tieflandstufe dominiert die Lebensform Decke. Dieser, auf dem Phorophyten flach angedrückte, auffallende Gestalttyp der Jubulaceae (Frullaniaceae), Lejeuneaceae, Metzgeriaceae und Radulaceae ist korreliert mit dem Strukturmerkmal Wassertasche und Wassersack (außer Metzgeriaceae) und unter den gegebenen ökologischen Bedingungen dieser Höhenstufe bei der Besiedlung glatter Phorophyten lichtarmer Bestände ohne Konkurrenz.

In den sich anschließenden primären Regenwaldgesellschaften der nebelfeuchten, tropischen Bergwaldstufe kommt es zu einem auffällenden Wechsel der am Aufbau der Gesellschaften beteiligten Sippen, ihrer Lebensform und ihren Anpassungsmerkmalen. Jetzt bestimmen merkmalsarme, wedelbildende *Plagiochila*-Arten den Epiphytenaspekt, deren abstehendes, planares Sproßsystem in der Lage ist, Wasserdampf zu kondensieren (Nebelkämmlen) und die geringen einfallenden Restlichtmengen photosynthetisch optimal zu nutzen.

Sonderfälle stellen hier die in dieser Höhenstufe auftretenden Bergbambuswälder und die bereits offeneren, anthropogenen Bergwälder dar. Während die glatten Halme der Bergbambuswälder (*Arundinaria alpina*-Stufe) aufgrund ihrer Struktur nur für eng angepreßt wachsende Lejeuneaceae, Metzgeriaceae und Radulaceae besiedelbar sind und dementsprechend die Anpassungskorrelation der Tieflandstufe aufweisen

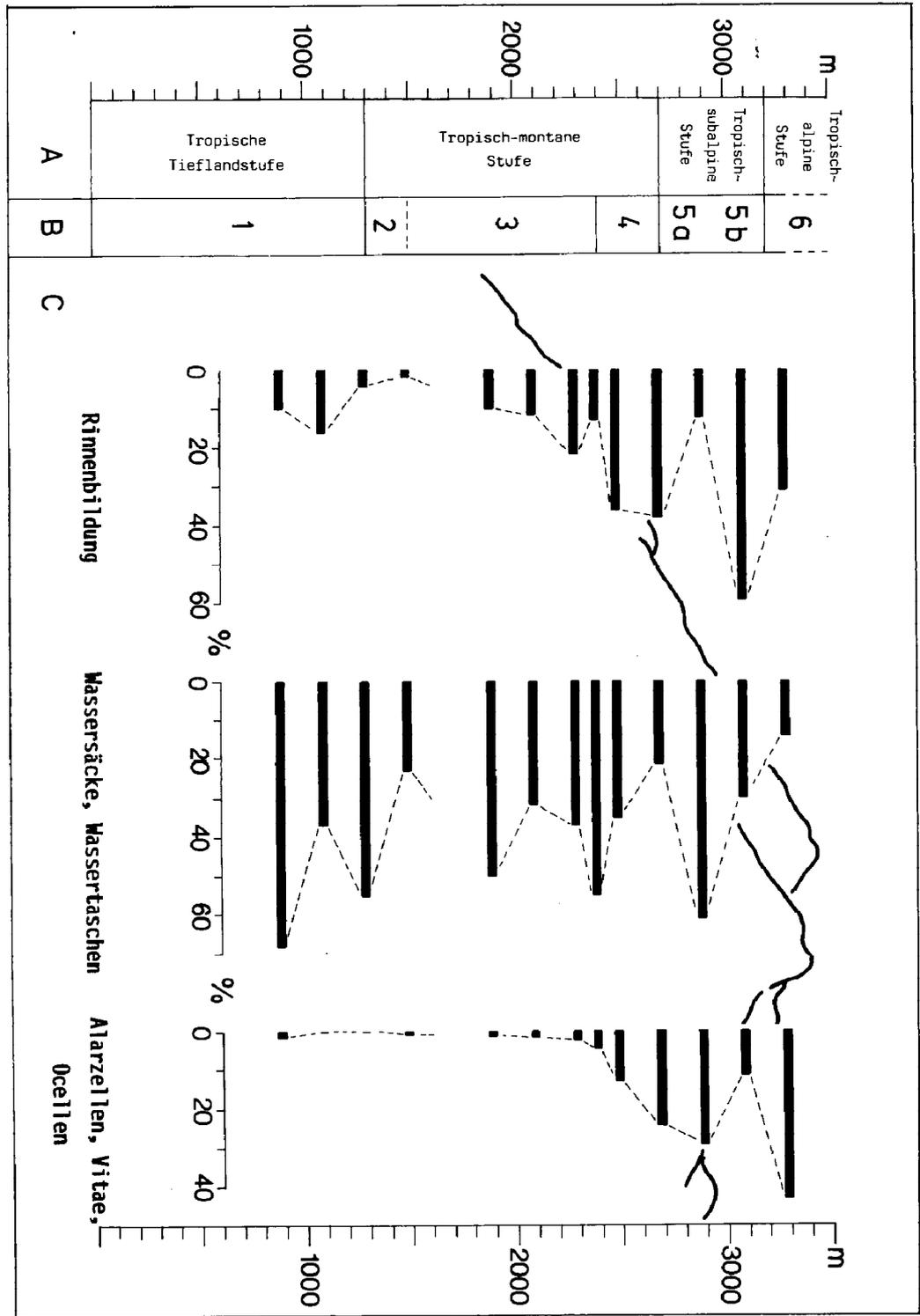


Abb. 7. Endo- und ektohydrische Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen (C), ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und ihre Verteilung im Höhen transekt von Ost-Zaire (Mt. Biega, Mt. Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe) (zu A, B vgl. Abb. 1).

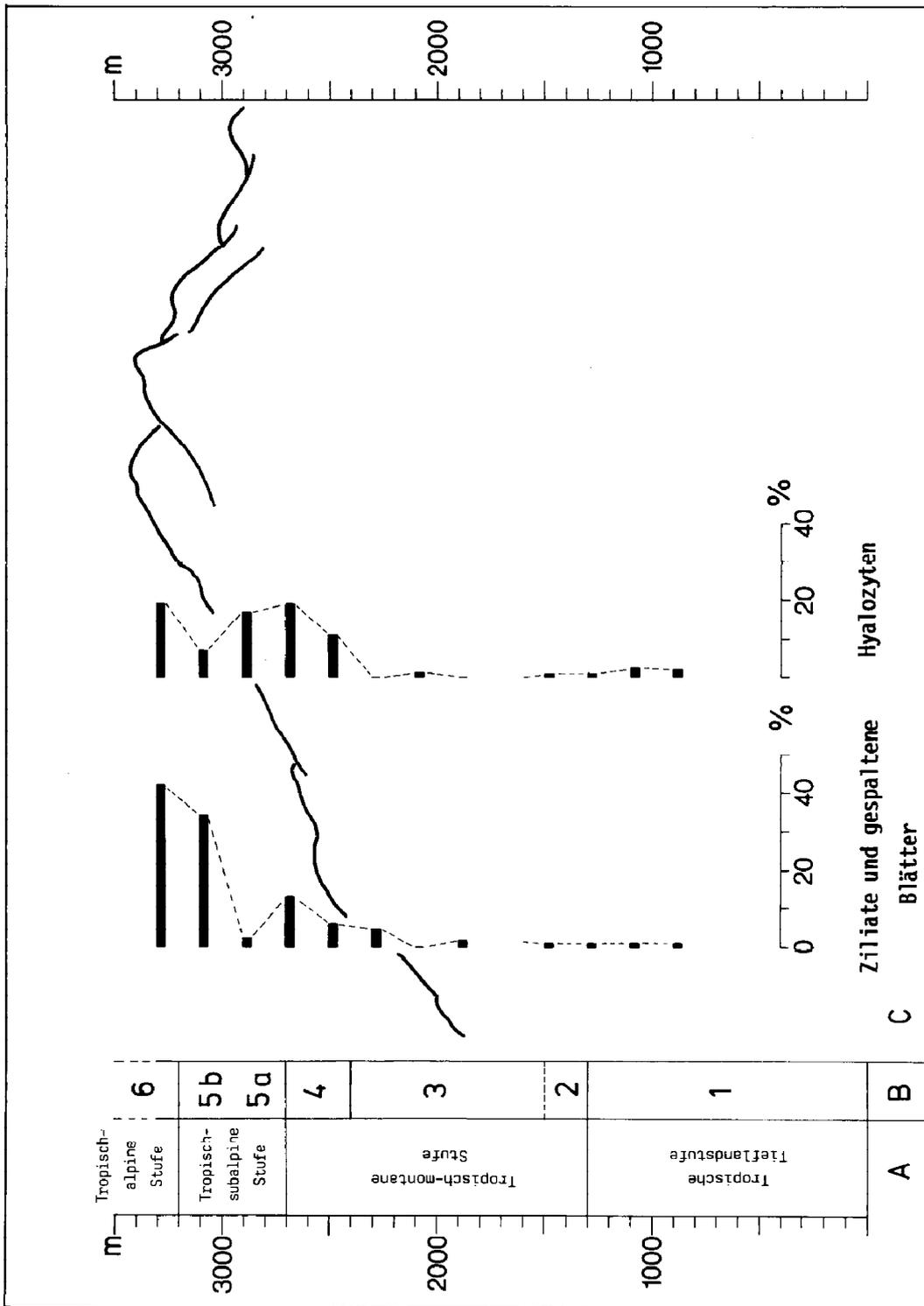


Abb. 8. Endo- und ektohydrische Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen (C), ihre Wertigkeit (mittlerer Gruppenmengenanteil in %) und ihre Verteilung im Höhentransekt von Ost-Zaire (Mt.Biega, Mt.Kahuzi) und Rwanda (Forêt de Nyungwe) (zu A,B vgl. Abb. 1).

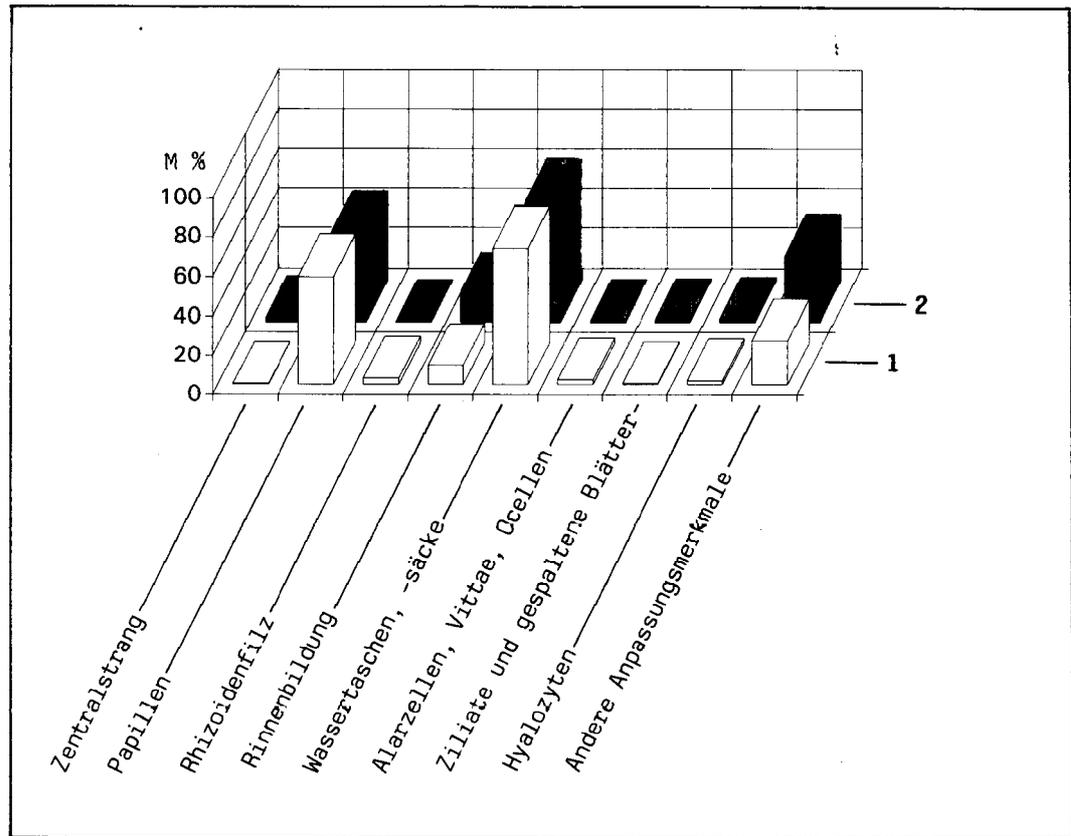


Abb. 9. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydriche Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) im Marchesinio-Plagiochileton *salvadoricae* der tropischen Tieflandstufe (1 Subass. *plagiochiletosum praemorsae*, 2 Subass. *prionolejeuneetosum serrulatae*; M mittlerer Gruppenmengenanteil in %).

(Decke - Wassertaschen/-säcke - Lejeuneaceae, Radulaceae - glatte Phorophyten), dominieren auf den rauheren und tief-rissigen Borken der offeneren Bergwälder (*Hagenia abyssinica*-, *Nuxia floribunda*-*Agauria salicifolia*-Bergwälder) laubmoosreiche Gesellschaften, die reicher strukturierte ökomorphologische Anpassungssyndrome zeigen. Typische Lebensform dieser Epiphytengesellschaften ist die des Filzes oder des Rasens (Kurz- und Hochrasen), die eng mit Strukturen der Wasserspeicherung und -leitung, wie Hyalozyten, Rhizoidenfilz und Zentralstrang korreliert ist. Dieses Anpassungssyndrom deutet auf xerische Standortbedingungen hin, unter denen die Lebermoosgesellschaften der primären, perhumiden Waldgesellschaften aufgrund des Trockenstresses nicht mehr konkurrenzfähig sind.

In der klimaökologisch durch Treibnebel, hohe Einstrahlung, starke Temperatur- und Luftfeuchtigkeitsschwankungen sowie Frostwechselklima gekennzeichneten tropisch-subalpinen/alpinen Stufe dominieren, neben der Decke und dem Filz, polsterförmige Hochrasen ("Moosbälle" bis 60 cm Durchmesser mit hoher Wasserspeicherkapazität, Frahm 1994, Kürschner 1995), die durch wasserspeichernde Strukturen (Alarzellen, Hyalozyten, Rhizoidenfilz, Zentralstrang), Einrichtungen zum Nebelkämpfen (Nutzung der in diese Höhenstufe aufsteigenden Treibnebel durch die Wuchsform und ziliare bzw. tief gespaltene Blätter) und Rinnenbildung (rasches Ableiten von überschüssigem Wasser) gekennzeichnet sind. Diese Strukturen und Lebensformen sind charakteristisch für afroalpine und afroalpine

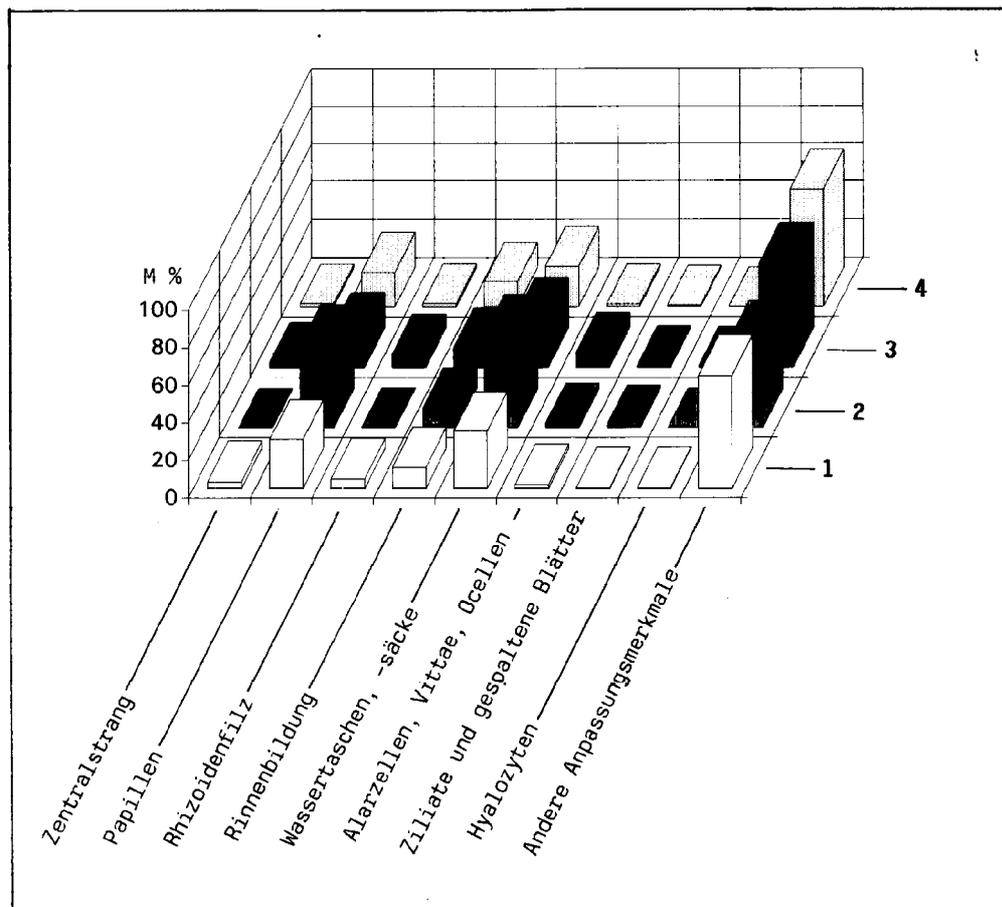


Abb. 10. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydrische Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) der Gesellschaften des Plagiochilium divergentis (tropisch-montane Regenwaldstufe). (1-3 Lejeuneo-Plagiochiletum divergentis; 1 Subass. plagiochiletosum fusiferae, 2 Subass. plagiochiletosum heterostipae, 3 Subass. typicum; 4 Plagiochiletum terebrantis; M mittlerer Gruppenmengenanteil in %).

Leber- (Adelanthaceae, Herbertaceae, Jungermanniaceae, Lejeuneaceae, Lepidoziaceae) und Laubmoose (Brachytheciaceae, Dicranaceae, Entodontaceae, Hypnaceae, Sematophyllaceae), die die Physiognomie dieser afroalpiner Höhenstufe eindrucksvoll prägen.

Diese Analyse macht deutlich, daß Lebensformen und morphologisch-anatomische Anpassungsstrukturen für Epiphyten ein wichtiges, integrales System zur Stabilisierung des Wasserhaushaltes darstellen. Sie entstanden unter ähnlichem Selektionsdruck parallel in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und sind eng mit dem

ökologischen Faktorenggefüge und der Verbreitung der einzelnen Sippen korreliert.

Danksagung

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft, dem Institut Zarois pour la Recherche en Sciences Naturelles und unseren Reisebegleitern, Herrn Dr.E.Fischer (Bonn), Prof.Dr.J.-P.Frahm (Bonn), Prof.Dr.W.Frey (Berlin), Prof.Dr.R.Lösch (Düsseldorf) und Prof.Dr.T.Pócs (Eger) danken wir für die Unterstützung, die die Geländearbeiten und diese Auswertung ermöglichte. Danken möchten wir auch Frau C.Grüber für die technische Hilfe bei der Raste-

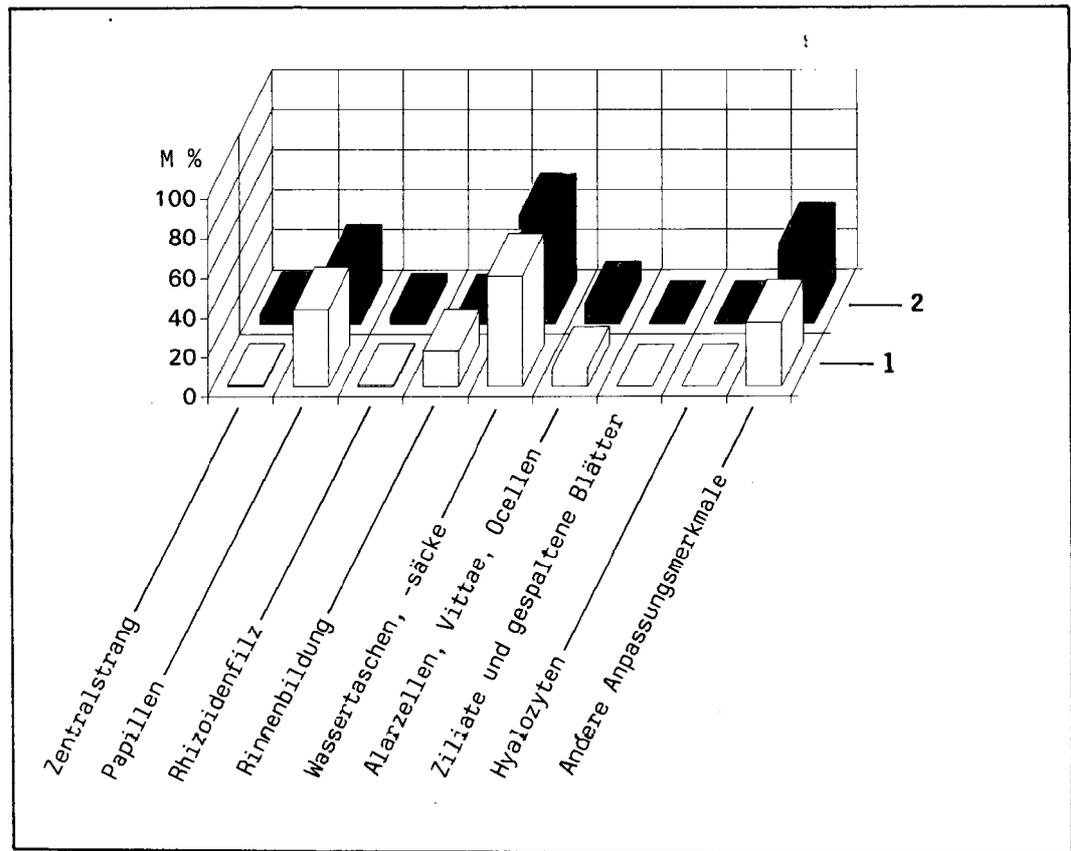


Abb. 11. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydriche Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) im Drepanolejeuneo-Microlejeuneetum africanae des Bergbambus-Waldes der tropisch-montanen Regenwaldstufe (1 Subass. plagiochiletosum divergentis, 2 Subass. plagiochiletosum squamulosae; M mittlerer Gruppenmengenanteil in %).

relektrenmikroskopie und bei den Fotoarbeiten, Herrn H.Lünser für die Anfertigung der Abbildungen 4 und 5 und Frau Dr.Neumeister für die Umsetzung der Computergraphiken (Abb. 9-13).

Literaturverzeichnis

- Buch,H. 1945:** Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose I. Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Biologicae 9 (16): 1-44.
- Buch,H. 1947:** Über die Wasser- und Mineralstoffversorgung der Moose II. Societas Scientiarum Fennica. Commentationes Biologicae 9 (20): 1-61.
- Castaldo-Cobianchi,R. & S.Giordano 1984:** An adaptive pattern for water conduction in the

ectohydric moss *Zygodon viridissimus* var. *rupestris* Hartm. Journal of Bryology 13: 235-239.

- Demaret,F. 1958:** Aperçu sur la flore et la végétation des forêts à *Hagenia abyssinica* (Bruce) Gmel. du Ruwenzori occidental. Bulletin de Jardin Botanique de l'Etat, Bruxelles 28: 331-337.
- Egunyomi,A. 1979:** Autecology of *Octoblepharum albidum* Hedw. in Western Nigeria. II. Phenology and water relations. Nova Hedwigia 31: 377-389.
- Fischer,E. 1993:** Taxonomic results of the BRYOTROP expedition to Zaire and Rwanda. 3. Description of collecting sites. The vegetation of Kahuzi-Biega National Park/Zaire, Nyungwe Forest

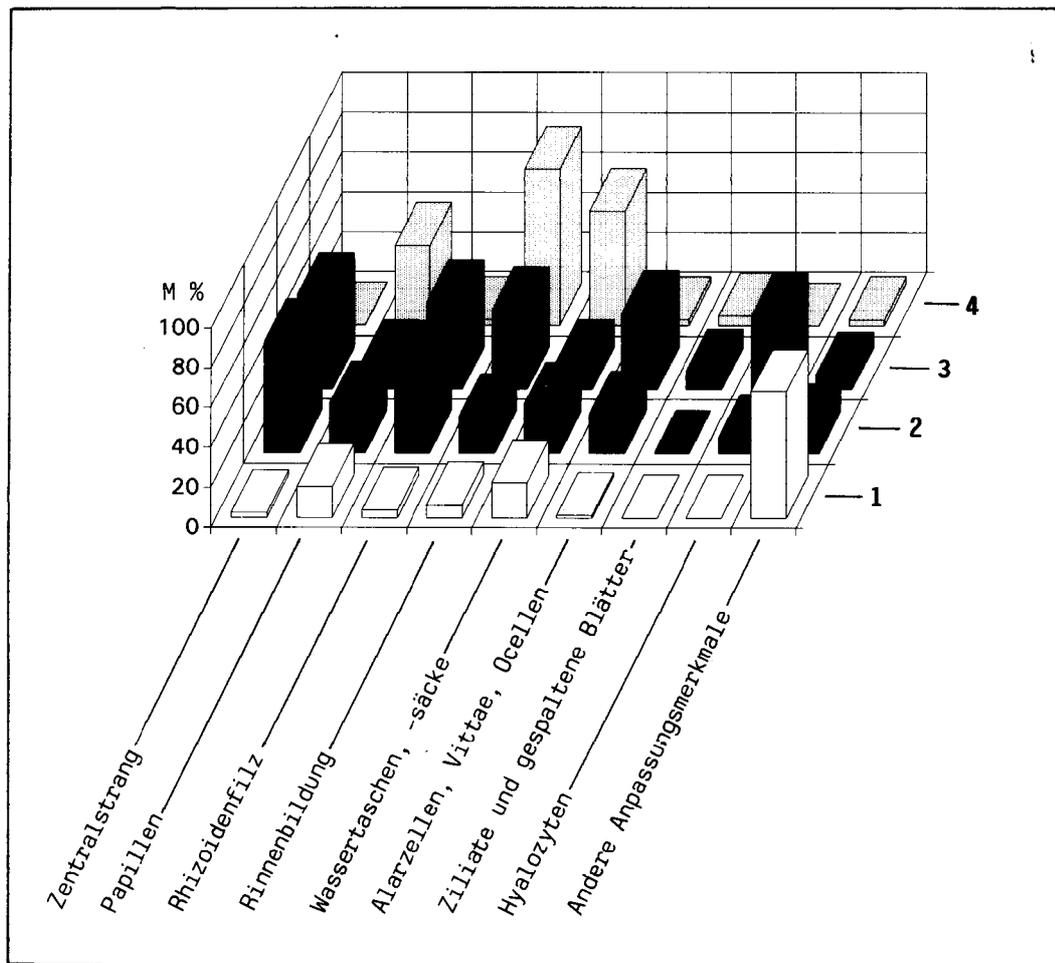


Abb. 12. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydriche Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) der Gesellschaften des *Plagiochilion squamulosae* (obere tropisch-montane Regenwaldstufe) (1 *Plagiochiletum squamulosae*, 2 *Frullanio-Hylocomiopsietum cylindricarpae*, 3 *Orthodontio-Campylopetum hildebrandtii*, 4 *Pilotrichello-Frullanietum angulatae*; M mittlerer Gruppenmengenanteil in %).

and Virunga volcanos/Rwanda. *Tropical Bryology* 8: 13-37.

Frahm, J.-P. 1985: Afrikanische *Campylopus*-Arten (Dicranaceae, Musci). *Bryophytorum Bibliotheca* 31: 1-216.

Frahm, J.-P. 1987: Struktur und Zusammensetzung der epiphytischen Moosvegetation in Regenwäldern NO-Perus. Beihefte zur *Nova Hedwigia* 88: 115-141.

Frahm, J.-P. 1994: The ecology of epiphytic bryophytes on Mt. Kahuzi (Zaire). *Tropical Bryology* 9: 137-152.

Frey, W., R. Gossow & H. Kürschner 1990: Verteilungsmuster von Lebensformen, wasserleitenden und wasserspeichernden Strukturen in epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo). *Nova Hedwigia* 51: 87-119.

Goebel, K. 1930: Organographie der Pflanzen. Teil II. Bryophyten - Pteridophyten. 3. Aufl. Jena.

Hedberg, O. 1951: Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk Botanisk Tidskrift* 45: 140-202.

Herzog, T. 1925: Anatomie der Lebermoose. Berlin.

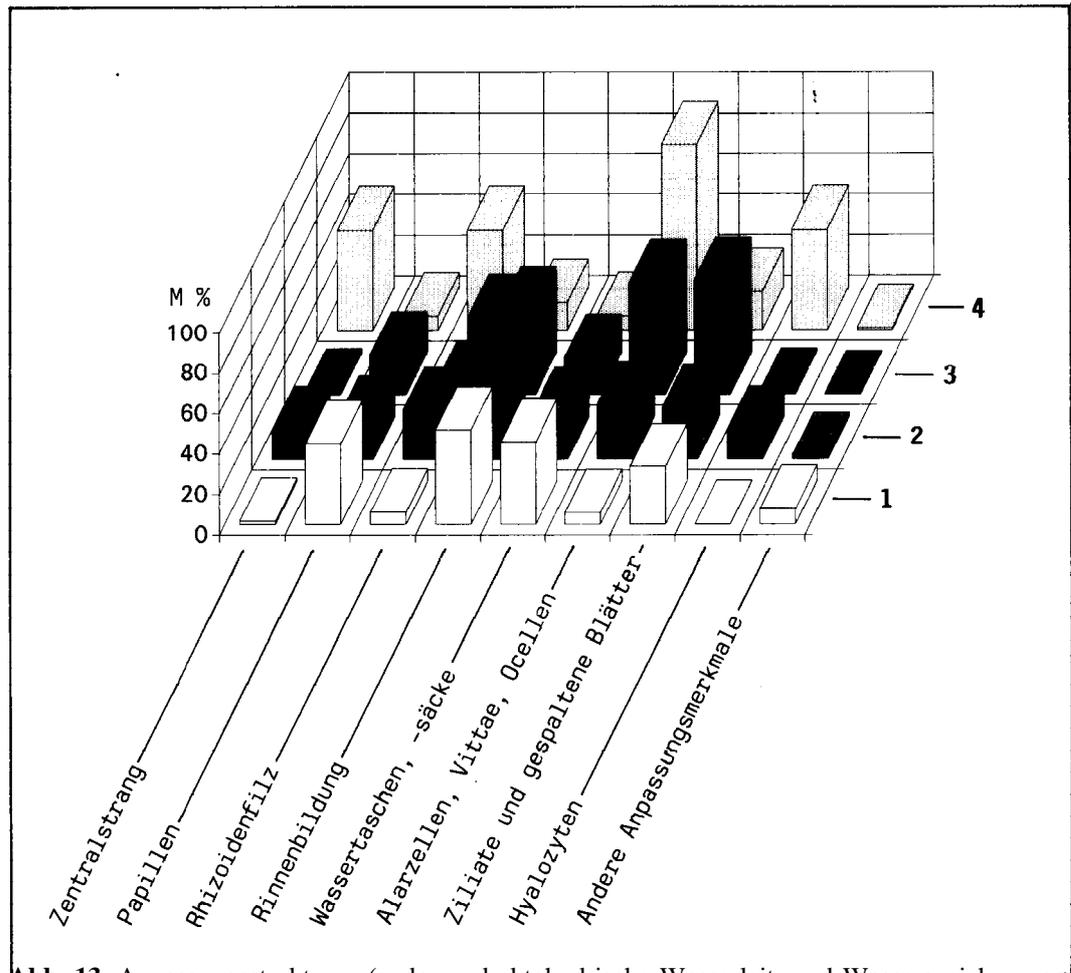


Abb. 13. Anpassungsstrukturen (endo- und ektohydriische Wasserleit- und Wasserspeicherungsstrukturen) der Gesellschaften des *Plagiochilon colorantis* (tropisch-subalpin/alpine Stufe) (1 *Plagiochilo-Lejeuneetum hepaticolae*, 2,3 *Plagiochilo-Evansiolejeuneetum roccatii*; 2 Subass. *campylopetosum hildebrandtii*, 3 Subass. *herbertetosum doggeltiani*; 4 *Sematophyllo-Campylopetum nivalis*; M mittlerer Gruppenmengenanteil in %).

Herzog, T. 1926: Geographie der Moose. Jena.

Klötzli, F. 1958: Zur Pflanzensoziologie des Südhanges der alpinen Stufe des Kilimandscharo. Berichte des Geobotanischen Forschungsinstituts Rübel in Zürich 1957: 33-59.

Kürschner, H. 1990a: Die epiphytischen Moosgesellschaften am Mt. Kinabalu (Nord-Borneo, Sabah, Malaysia). *Nova Hedwigia* 51: 1-75.

Kürschner, H. 1990b: Höhengliederung (Ordination von epiphytischen Laub- und Lebermoosen in Nord-Borneo (Mt. Kinabalu). *Nova Hedwigia* 51: 77-86.

Kürschner, H. 1995: Epiphytische Moosgesellschaften

im östlichen Kongobecken und den angrenzenden Gebirgsstöcken (Parc National de Kahuzi-Biega/Zaire, Forêt de Nyungwe/Rwanda). Wissenschaftliche Ergebnisse der BRYOTROP-Expedition nach Zaire und Rwanda Nr. 4. *Nova Hedwigia* 61 (im Druck).

Lebrun, J. 1942: La végétation du Nyiragongo. Aspects de végétation des Parcs Nationaux du Congo Belge. Série I Parc National Albert 1: 3-5.

Mägdefrau, K. 1935: Untersuchung über die Wasserversorgung des Gametophyten und Sporophyten bei Laubmoosen. *Zeitschrift für Botanik* 29: 337-375.

- Mägdefrau, K. 1969:** Die Lebensformen der Laubmoose. *Vegetatio* 16: 285-297.
- Mägdefrau, K. 1982:** Life-forms of bryophytes. In: A.J.E.Smith (ed.): *Bryophyte ecology*, pp. 45-58. London, New York.
- Mägdefrau, K. 1983:** The bryophyte vegetation of the forests and Páramos of Venezuela and Colombia. *Nova Hedwigia* 38: 1-63.
- Pócs, T. 1982:** Tropical forest bryophytes. In: A.J.E.Smith (ed.): *Bryophyte ecology*, pp. 59-104. London, New York.
- Prioul, C. & P.Sirven 1981:** Atlas du Ruanda, 23 tabl. Kigali, Paris, Nantes.
- Proctor, M.C.F. 1982:** Physiological ecology: water relations, light and temperature responses, carbon balance. In: A.J.E.Smith (ed.): *Bryophyte ecology*, pp. 333-381. London, New York.
- Robinson, H. 1985:** The structure and significance of the leucobryaceous leaf. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 11: 111-120.
- Warming, E. 1902:** Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin.

