

## Flechten auf Blockhalden - eine Übersicht über besiedlungsrelevante Faktoren

### Lichens on block fields - an overview of colonisation relevant factors

SIEGLINDE OTT und HANS MARTIN JAHNS

**Kurzfassung:** Das Vegetationsbild von Flechten auf Blockhalden ist auf ein komplexes Interaktionssystem exogener Faktoren zurückzuführen. Neben den großflächigen Einflüssen wie Makroklima und chemischen Einflüssen des Substrates ist vor allem das Mikroklima von Bedeutung. Zusätzlich spielen die Reproduktions- und Interaktionsmöglichkeiten der Symbioseorganismen eine wichtige Rolle. Die Lebensstrategie der einzelnen Arten stellt eine erfolgreiche Anpassung an die Standortbedingungen dar.

**Schlagworte:** Flechten, Sukzession, Interaktion, Lebensstrategie

**Abstract:** Distribution of lichens on block fields is influenced by a complex system of interacting exogenous factors. Next to the large-scale influence of macroclimate and chemical properties of the substrate the microclimate is of special importance. Reproduction and interaction of the symbiotic organisms are also relevant aspects. The life-strategies of the different species show a high degree of adaption to the conditions of the habitats.

**Keywords:** lichens, microclimate, succession, interaction, life-strategies

### Einleitung

Phanerogamen, Moose und Flechten, die auf einer Blockhalde wachsen, sind alle denselben exogenen Umweltfaktoren ausgesetzt, reagieren aber in ihren Reaktionen und ihren Verbreitungsmustern durchaus verschieden. Hierfür sind einerseits gruppenspezifische Eigenheiten verantwortlich, die im Bereich von Reproduktionsbiologie, Lebensstrategien und Physiologie liegen, andererseits spielt aber vor allem die Größe des betrachteten Untersuchungsraums eine entscheidende Rolle. Wenn in vielen Publikationen gesagt wird, daß die Verbreitung der Phanerogamen durch das Mikroklima bestimmt wird, so liegt bei dieser Aussage die Bezugsgröße um mindestens eine Zehnerpotenz höher als bei Flechten. Mikroklima als relevante Größe wirkt sich für Flechten immer in Flächen unter einem  $m^2$ , oft aber schon im cm-Bereich entscheidend aus. Lebensstrategien unter Einschluß von Reproduktion, Konkurrenz, Anatomie und Ökophysiologie sind bei Flechten zwar als Reaktion auf dieselben exogenen Anforderungen entstanden, denen auch die Phanerogamen bei der Besiedlung des Landes ausgesetzt waren, die gefundenen Lösungen sind aber nur ähnlich und nicht deckungsgleich (JAHNS & OTT 1997). Da Blockhalden ein sehr reich gegliedertes Ökosystem darstellen, führt die kleinräumige Reaktion von Flechten zu einem sehr komplexen Verbreitungsmuster der Arten und Individuen, das in seinen Einzelheiten noch längst nicht ausreichend untersucht ist. Genaue statistische Untersuchungen haben gezeigt, daß auf der Oberfläche von Felsblöcken die kleinräumige Verteilung der Flechtenthalli erkennbare Muster zeigt, die nicht einem Zufallsprinzip entsprechen, ohne daß irgendwie geartete Einzelfaktoren mit dieser Erscheinung korreliert werden konnten (JOHN 1989). Naturgemäß bestehen zwischen den verschiedenen relevanten Faktoren komplexe Zusammenhänge und Interaktionen, die das Bild weiter komplizieren. Es soll im folgenden versucht werden, einige dieser Aspekte kurz zu besprechen. Dabei ist es nicht von Bedeutung, daß die entsprechenden Freilanduntersuchung zum größten Teil nicht an Blockhalden, sondern an größeren Felsen und Felsplateaus gewonnen wurden. Denn für den kleinen Lebensraum einer Flechte besteht kein Unterschied zwischen einem großen Felsplateau und der wagerechten Oberfläche eines größeren Blockes einer Halde.

### Faktoren, die das Vorkommen von Flechten beeinflussen

#### Einfluß von Groß- und Mesoklima

Der Einfluß des Groß- und Mesoklimas kann kurz behandelt werden, denn in diesem Bereich bestehen die größten Ähnlichkeiten zwischen der Phanerogamen- und Kryptogamenvegetation. Auf Blockhalden im atlantischen Klimabereich findet sich schon durch die erhöhte Luftfeuchte ein reichlicherer Flechtenbewuchs, besonders der Makroflechten *Cladonia*, *Stereocaulon*, *Sphaerophorus*, *Parmelia*, *Lobaria* usw., als es im kontinentalen

Klima der Fall ist. Im mesoklimatischen Bereich wirken sich die Exposition, der mögliche Schattenwurf durch Bäume auf der Halde oder im Randbereich und schließlich Kaltluftströme im unteren Haldenbereich auf dem Weg über Temperatur und Feuchte auf die Organismen aus. Unter Berücksichtigung dieser Einflüsse kann die Synökologie des Flechtenbewuchses für die Blockhalden eines Gebiets beschrieben werden, wie es in vorbildlicher Weise durch WIRTH (1972) geschah.

### Mikroklima

Bei der Beurteilung der Bedeutung, die das Mikroklima für Flechten hat, muß immer berücksichtigt werden, daß die poikilohydran Thalli beim Austrocknen in einen Zustand latenten Lebens übergehen, in dem sie durch Trockenheit, Einstrahlung sowie extrem hohe und niedrige Temperaturen kaum geschädigt werden können (LANGE 1953, 1954, KAPPEN & LANGE 1969). Diese positive Anpassung hat aber den negativen Effekt, daß die physiologische Aktivität auf relativ kurze Zeiträume beschränkt ist, in denen sich Thallusfeuchte, Temperatur und Licht im optimalen Bereich bewegen müssen (LANGE et al. 1970, LANGE 1980, LARSON 1979, LARSON & KERSHAW 1976). Besonders die Wasserversorgung stellt im allgemeinen einen limitierenden Faktor dar, wodurch Umweltbedingungen, die die Austrocknung eines Thallus auch nur um eine Stunde verzögern oder beschleunigen, von größter Bedeutung sind. In diesem Zusammenhang stellt der oben bereits erwähnte Einfluß von Kaltluft, die die Luftfeuchte erhöht und damit die Wasserabgabe des Thallus verzögert, einen wesentlichen Faktor dar. Gerade auf Blockhalden, die nicht im Bereich sehr feuchten Klimas liegen, sind es besonders die unteren, kühlen Hangteile, die mit Blattflechten, besonders mit *Parmelia saxatilis*, dicht bewachsen sind (JAHNS & FRITZLER 1982). Schattenwurf wirkt sich in gleicher Weise positiv aus, wobei neben Bäumen im Bereich einer Halde auch Zwergsträucher und das Profil der Blöcke selbst eine Rolle spielen. Viele Flechten, zum Beispiel aus der Gattung *Cladonia*, kommen in Spalten oder unter Überhängen vor, die niedrigere Temperaturen und damit höhere Luftfeuchte bieten (JAHNS & FRITZLER 1982). Da der Lichtkompensationspunkt der meisten Arten relativ niedrig liegt und das Temperaturoptimum der Photosynthese ebenfalls niedrig liegt, kann die physiologische Aktivität der Flechten sowohl in geschützteren Spalten als auch in frühen Morgenstunden voll entfaltet werden. In ozeanisch geprägten Blockhalden, zum Beispiel im westlichen Norwegen oder in Schottland, erlaubt die langfristig hohe Luftfeuchte auch die Besiedlung der gesamten Blockoberflächen durch Makroflechten, wobei die strauchförmigen Gattungen *Cladonia*, *Stereocaulon* und *Sphaerophorus* unter anderem die Vegetation bestimmen. In diesen Fällen ist aber meist nicht mehr die Gesteinsoberfläche, sondern eine Humusaufgabe das Substrat der Thalli. Auf diese Erscheinung soll unten näher eingegangen werden.

Bei der Versorgung mit Wasser muß beachtet werden, daß unterschiedlich strukturierte Flechtenthalli an verschiedene Wasserquellen angepaßt sind. An erster Stelle muß die Tatsache genannt werden, daß Flechten mit Cyanobakterien als Photobionten auf die Versorgung mit flüssigem Wasser angewiesen sind, um nach vorhergehender Austrocknung ihre Photosynthese aktivieren zu können (BÜDEL & LANGE 1991). Die Ursachen dieser Erscheinung sind noch nicht endgültig geklärt, jedoch kann der entsprechende Effekt in der Natur beobachtet werden. An den Berghängen der Anden gibt es eine scharfe Grenze, oberhalb derer Nebel und damit flüssiges Wasser regelmäßig zur Verfügung steht, während unterhalb nur Luftfeuchte vorhanden ist. Im Bereich der feuchten Luft kommen ausschließlich Flechten mit Grünalgen als Photobionten vor, während im Bereich des Taus Arten mit Cyanobakterien auftreten (LANGE & REDON 1983).

Flüssiges Wasser ist für fast alle Flechten eine günstige Wasserquelle, und nur wenige Arten (z. B. aus den Gattungen *Lepraria* und *Calicium*) können eine direkte Befuchtung durch flüssiges Wasser nicht vertragen. Diese Flechten kommen an Gestein ausschließlich in regengeschützten Überhängen vor (BUTIN 1954, SCHÖLLER 1991). Größere Regentropfen sind aber rein mechanisch eine wenig günstige Wasserquelle, da sie schnell an strauchförmigen Thalli ablaufen, wobei diese durch Windeinfluß selbst während eines Regens noch Wasser verlieren und deshalb in der Natur an exponierten Felsblöcken nicht ihren maximalen Wassergehalt erreichen (FIALA 1981). Feiner Sprühregen stellt dagegen eine optimale Wasserquelle dar, was besonders für strauchige und fein verzweigte Thalli der Rentierflechten sowie für die Gattungen *Stereocaulon* und *Sphaerophorus* gilt (JAHNS & OTT 1983, OTT et al. 1997a).

Andererseits reagieren viele Flechten empfindlich auf Überflutung, und nur wenige Arten leben andauernd auf Felsen im Wasser (RIED 1960) oder vertragen langanhalt-

tende Bedeckung mit Wasser. In dieser Hinsicht bilden einzelne Arten der Gattungen *Cetraria* und *Stereocaulon* eine bemerkenswerte Ausnahme, da sie in Vertiefungen vorkommen, die für mehrere Wochen mit Wasser gefüllt sind (SCHWARZ 1998). Im allgemeinen kann man davon ausgehen, daß der Kapillarraum zwischen den Hyphen im Thallusinneren wasserfrei bleiben muß, um einen Gaswechsel zu ermöglichen. Selbst wenn dieser Innenraum durch die Auskleidung mit hydrophoben Substanzen aus dem Bereich der sogenannten Flechtenstoffe wasserfrei gehalten wird, so würde doch ein Wasserfilm auf der Oberfläche des Thallus den Gaswechsel entscheidend behindern. In diesem Zusammenhang stellen auf Felsen schon winzige Depressionen von 1-2 cm Tiefe einen wichtigen Faktor dar, da sich in ihnen Regenfützen sammeln können. Hierdurch werden Flechten zwar gut durchfeuchtet, können aber während der Wasserbedeckung kaum Photosynthese betreiben. Tritt wieder Sonnenschein ein, trocknet nicht nur die Pfütze, sondern auch die Flechte schnell aus, so daß insgesamt nur ein sehr kurzer Zeitraum zur Erzielung einer positiven Stoffwechselbilanz verbleibt. Hierdurch entstehen an Depressionen, die auf einem Felsblock bei trockenem Wetter mit dem bloßen Auge kaum wahrgenommen werden, typische Verbreitungsmuster. Je nach ihrer Empfindlichkeit gegen Überflutung bilden verschiedene Arten, z. B. aus den Gattungen *Lemphollemma*, *Lecidea*, *Psora*, *Collema* und *Verrucaria*, ringförmige Muster im Randbereich der Depressionen (OTT et al. 1996a, 1997a).

Um von kurzzeitigem Regen möglichst lange zu profitieren, müssen die Arten über eine möglichst gute Wasserspeicher- und Wasserhaltekapazität verfügen. Entsprechende Systeme sind bei den poikilohydrinen Flechten zwar niemals so gut entwickelt wie bei höheren Pflanzen, kommen aber dennoch vor. Wasser wird an erster Stelle in den Hyphenwänden des Mycobionten gespeichert, und in diesem Zusammenhang ist eine stark gallertige Rinde oder ein kompakter Zentralstrang von Vorteil. Wasser wird in solche Gewebe zwar langsam aufgenommen, aber auch nur langsam wieder abgegeben, wodurch die aktive Photosynthesezeit signifikant verlängert werden kann (JAHNS & OTT 1983, SCHÖLLER 1991, SCHUSTER 1985). Wasser wird außerdem in toten unteren Thallusschichten und in Humusunterlagen gespeichert (JAHNS 1984), aus denen es bei Einstrahlung durch Verdunstung und Diffusion reaktiviert werden kann (SCHUSTER 1985, OTT et al. 1997a). Besonders *Parmelia saxatilis*, eine häufige Blattflechte der Blockhalden, wächst mit Hilfe von Sekundärloben in vielen Schichten übereinander. Dieses Wachstumsmuster spielt für Regeneration und Standortbehauptung eine Rolle (s.u.), sorgt aber gleichzeitig für einen gut entwickelten Wasserspeicher. Ähnliches gilt für Arten der Gattung *Lecidea* (OTT et al. 1997a) und andere Flechten auf Gestein.

Nach Regenfällen sammelt sich Wasser natürlich nur an der Oberfläche kompakter Gesteine, während es in lockerem Konglomeratgestein in Mikrospalten einsickert. In diesem Fall stellt das Bergwasser, das an der Basis von Blöcken wieder austreten kann, eine wichtige Wasserquelle dar. Da der Transport im Gestein nur langsam erfolgt, besteht hier eine Wasserquelle, die in den Trockentagen nach Regenfällen aktiv bleibt. Sie ermöglicht das Vorkommen von Flechten, die sonst auf exponierten Felsoberflächen fehlen (OTT et al. 1996b).

Flüssiges Wasser kann der Flechte auch in Form von Tau oder Schnee zugeführt werden. Schnee sammelt sich nicht nur auf den Thalli von Blatt- und Krustenflechten, sondern auch zwischen den fein verzweigten Ästen der Rentierflechten. Dort wird er nicht nur beim Auftauen allmählich aufgenommen, auch eine direkte Aufnahme von Wasser aus noch gefrorenem Schnee ist möglich (KAPPEN 1989, SCHÖLLER 1985). Tau ist eine besonders wichtige und ergiebige Wasserquelle, aber gerade der Vorgang des Taufalls stellt auf Felsen einen besonders komplexen Prozess dar. Generell kann davon ausgegangen werden, daß Taufall normalerweise dann entsteht, wenn bei nächtlicher Abkühlung die relative Luftfeuchte 100 % erreicht. Kompakt strukturierte Gesteine nehmen jedoch an Sonnentagen viel eingestrahle Energie auf, die im Laufe der Nacht allmählich wieder abgegeben wird. Hierdurch entsteht an der Gesteinsoberfläche eine wärmere Luftschicht von wenigen Millimetern Dicke, in der die Luftfeuchte nicht die erforderliche Höhe zur Taubildung erreicht. Krusten und Blattflechten, die dem Gestein dicht anliegen, können unter diesen Bedingungen trocken bleiben, während Strauchflechten und solche Thalli, die durch Humus- oder Moosunterlagen gegen das Gestein isoliert sind, vom Taufall profitieren (OTT et al. 1997a). Noch komplizierter sind die Verhältnisse in Spalten zwischen den Blöcken einer Halde. Da diese Stellen am Tag beschattet sind, können sich hier Kältelöcher bilden, in denen Tau entsteht. Andererseits kann durch die Einschränkung des Horizontes die Abstrahlung an den Nachthimmel und damit das Absinken der Temperatur verringert werden (JAHNS & FRITZLER, SCHÖLLER 1991). Gestein kann

auch als Kältespeicher dienen, und einige Flechten der Antarktis schützen sich durch isolierende Gewebeschichten vor diesem Effekt (OTT & SANCHO 1993). Auf Sand oder körnigem Sandstein bestehen besonders komplizierte Wechselwirkungen von Temperatur und Wasserversorgung (OTT 1987, KAPPEN et al. 1981). In jedem Fall ist für jeden Kleinstandort eine genaue Analyse der Faktorenkombination erforderlich.

Die Temperaturveränderungen, die im Zusammenhang mit dem Taufall beschrieben wurden, wirken sich noch direkter auf die relative Luftfeuchte und das Sättigungsdefizit der Luft aus. Wie oben erwähnt wurde, können Flechten mit Grünalgen als Photobionten Wasserdampf als Wasserquelle erfolgreich nutzen. Wenn in der Nacht die relative Luftfeuchte auf Werte um 90 % steigt, so erreichen die Flechten artspezifisch unterschiedliche Werte des Wassergehaltes, die in den meisten Fällen für eine positive Stoffwechselbilanz in den Morgenstunden ausreichen (LANGE et al. 1986, 1970, SCHÖLLER 1991, CANTERS et al. 1991, SCHUSTER 1985, OTT et al. 1997a).

### Substrat und Sukzession

Die Zusammensetzung der Flechtenvegetation einer Blockhalde hängt in hohem Maße davon ab, ob es sich um saure oder basische Gesteine handelt. Auf Kalkgestein kommen unter anderem viele Arten der Gattung *Caloplaca* und auf Silikatgestein die grünen Thalli von *Rhizocarpon* sowie die blattförmigen Thalli der Gattungen *Parmelia* und *Umbilicaria* gehäuft vor (HENSSEN & JAHNS 1973). Diese Regel gilt aber nicht generell. Konglomeratgesteine mit kleineren basischen Einsprengungen können eine gemischte Vegetation besitzen (OTT et al. 1996b). Dasselbe gilt auch für die oberen Schichten kalkhaltiger Gesteine, aus denen der basische Anteil durch Regen und Verwitterung zumindest teilweise ausgewaschen wurde (WILSKE 1995). Die Härte des Gesteins stellt einen weiteren wichtigen Faktor dar. In Kalkgestein und in Sandstein können die Flechten mit ihren Hyphen leicht eindringen, wobei Kalkgestein durch Flechtenstoffe aufgelöst werden kann. Auch mechanische Zerstörung der Gesteinsstruktur ist möglich (HALLBAUER & JAHNS 1977, ASCASO et al. 1976). Auf diesen Unterlagen siedeln sich endolithische Flechten an, deren Thallus völlig in den obersten Millimetern des Gesteins wächst (HENSSEN & JAHNS 1973). Nur die Fruchtkörper durchbrechen die Oberfläche und stellen einen Ausgangspunkt für weitere Sukzessionsvorgänge dar (s.u.).

Auf festem Gestein sind die Thalli der Krustenflechten an ihrer gesamten Unterseite durch Einzelhyphen mit dem Substrat verklebt, während blattförmige Makroflechten oft primär mit Rhizinen befestigt sind (HANNEMANN 1973). Strauchflechten, die dem Gestein direkt aufsitzen, z. B. aus den Gattungen *Ramalina* und *Stereocaulon*, sind mit den Hyphen ihrer Basis direkt mit dem Gestein verwachsen. Viele typische Flechten der Blockhalden wachsen aber gar nicht direkt auf dem Gestein, sondern auf einer aufgelagerten Schicht aus Humus und organischem Detritus. In einigen Fällen sind die Jugendstadien einer Art dem Fels direkt angeheftet, während alte Thalli auf einer selbstgeschaffenen Schicht aus totem organischem Material wachsen. Typisch ist hierfür das Wuchsschema von *Parmelia saxatilis*. Auf dem Thallus dieser Flechte wachsen Isidien zu sekundären Lobuli aus, die sich zu neuen Thalli weiterentwickeln. Dieser Vorgang wiederholt sich mehrfach, bis schließlich der Thallus auf einer Basalschicht aus mehreren abgestorbenen Thallusgenerationen wächst. Durch diesen Vorgang wird einerseits der Standort gegen Konkurrenz behauptet und andererseits ein wichtiges Wasserreservoir gewonnen (s.o) (JAHNS 1984). Andere Flechtenarten wachsen nur auf einer Humusschicht, die sich auf den Blöcken einer Halde im Schutze von Moosen oder Zwergsträuchern angesammelt hat. Bei diesen Arten, z. B. aus der Gattung *Cladonia*, handelt es sich um Gesellschaften, die ebenso gut auf Waldboden oder in Zwergstrauchheiden zu finden sind. Blockhalden mit einem derartigen Bewuchs sind besonders in luftfeuchten Gebieten, z. B. im ozeanischen Klimabereich, häufig. Sie setzen eine längere Sukzession voraus, durch die die entsprechenden Bedingungen geschaffen werden.

Beispiele für derartige Sukzessionsabläufe wurden von Kalkfelsen beschrieben. So siedelt sich die Krustenflechte *Placynthium nigrum* direkt auf dem Gestein an. Auf ihr können dann Arten von *Lecidea* wachsen, die eine dickere Auflage über der Gesteinsoberfläche bilden. Arten der Gattungen *Synalissa*, *Collema* und *Fulgensia* sowie verschiedene Moose können hinzutreten (OTT et al. 1996a). In anderen Fällen dienen die Fruchtkörper endolithischer Flechten als Startpunkt der Entwicklung. In den einzigen Vertiefungen, die nach Absterben der Ascocarpien in der Gesteinsoberfläche zurückbleiben, siedeln sich Moospflänzchen von *Schistidium apocarpum* an. Auf diesen wiederum wachsen die Moose *Tortula ruralis*, *Tortella tortuosa* und *Ditrichum flexicaule*, die

schließlich wieder von zahlreichen Flechten der Gattungen *Cladonia* und *Peltigera* überwachsen werden. Keine dieser sekundär angesiedelten Flechten und Moose wäre zu einer Erstbesiedlung der Gesteinsoberfläche in der Lage. Da diese Vorgänge nur unter optimalen Klimabedingungen ablaufen, wird das Vegetationsbild einer Blockhalde auch durch diese indirekte Klimateinwirkung bestimmt.

### Besiedlungsstrategien und Konkurrenz

Unter günstigen klimatischen Bedingungen sind die Blöcke einer Halde dicht mit Krustenflechten überwachsen. Häufiger ist aber eine Situation, bei der mehr oder weniger große Teile der Gesteinsoberfläche vegetationslos sind, so daß für Neuansiedlung genügend Raum zur Verfügung steht. Krustenflechten, z. B. *Rhizocarpon geographicum*, entstehen in vielen Fällen aus mehreren Jungthalli, die miteinander verwachsen, so daß man nicht von einheitlichen Individuen sprechen kann (JAHNS & OTT 1997, ASTA & LETROUIT-GALINOU 1995, LETROUIT-GALINOU & ASTA 1994). Ältere Thalli derselben Art und Thalli verschiedener Arten verwachsen kaum noch miteinander (CLAYDEN 1998, ARMSTRONG 1974, 1982, PENTECOST 1980, ORWIN 1970, WOOLHOUSE et al. 1985, HAWKSWORTH & CHATER 1979, LAWREY 1981), sie überwachsen einander in den meisten Fällen auch nicht, sondern bilden in der Kontaktzone eine ausgeprägte Grenzlinie aus. Blattförmige und kleinstrauchige Arten überwachsen sich dagegen häufiger und können sich dabei auch gegenseitig schädigen. Hier gibt es viele Übergänge zwischen Parasitismus und Symbiose (OTT & SCHEIDEGGER 1992). Bemerkenswert ist es, daß Gruppen von Flechten verschiedener Arten bei partieller gegenseitiger Schädigung durcheinander wachsen können und dabei ein in sich stabiles Gesamtsystem bilden. Einzelthalli werden zwar geschädigt, aber gleichzeitig auch regeneriert, so daß eine Art von Fließgleichgewicht entsteht, in dem die verschiedenen Arten Gewinne im Bereich des Mikroklimas und der Reproduktion erzielen (OTT et al. 1997b). Selbst dann, wenn durch deutlich parasitisches Verhalten von Arten der Gattung *Fulgensia* anderen Flechten der Gattung *Toninia* die Photobionten entnommen werden, bleibt das Gesamtsystem stabil erhalten (OTT et al. 1995). Auf diese Weise sind bestimmte konstant vorkommende Artenkombinationen auf dem Gestein zu erklären.

Zwischen Moosen und Flechten kann es zu zyklischen Entwicklungen der Vegetation kommen. Solche Vorgänge sind von erdbewohnenden Arten bekannt (JAHNS 1982), kommen aber auch auf Felsen vor. Moosmatten der Gattung *Homalothecium* können von Flechten der Gattungen *Cladonia* oder *Peltigera* überwachsen werden. Unter den Flechten sterben die Moose ab und fallen vom Substrat herunter. Auf den frei werdenden vertikalen Gesteinsflächen – besonders im mikroklimatischen Schutz benachbarter Moospolster – können sich Flechten ansiedeln. Diese werden nach einiger Zeit wieder von den locker anliegenden und schnellwüchsigen Moosen überwuchert, wodurch der Zyklus geschlossen wird (OTT et al. 1996b).

Die Erstbesiedlung von Gestein oder gesteinsbewohnenden Moosen kann auf unterschiedliche Weise erfolgen. Sowohl Ascosporen als auch vegetative Diasporen können genutzt werden. Bei größeren Diasporen wie zum Beispiel Isidien ist für eine Erstbesiedlung eine Population in geeigneter Nähe erforderlich. Arten, die sowohl auf Bäumen wie auf Gestein wachsen, können eine Blockhalde besonders leicht im Bereich benachbarter Bäume erreichen, aus deren Kronen sie vom Wind auf die Steinblöcke herabgeweht werden (JAHNS & FRITZLER 1982). Dieses Problem der Akzessibilität darf nicht unterschätzt werden (WIRTH 1972). In neuerer Zeit sind durch Luftverschmutzung viele Arten der Flechten auf wenige Refugien zurückgedrängt worden. Obwohl die Luftqualität sich zur Zeit verbessert (HAWKSWORTH & ROSE 1981, RABE & WIEGEL 1985, SEAWARD & LETROUIT-GALINOU 1991), ist eine Wiederbesiedlung eingeschränkt, da von weit entlegenen Refugien Akzessibilität der alten Standorte nicht gegeben ist.

Viele Flechten auf Felsblöcken stellen durch spezielle Anpassungen besonders die Nahverbreitung und die Behauptung des Standortes sicher. Ein gutes Beispiel ist die Gattung *Umbilicaria*, die an der Unterseite ihrer genabelten Thalli vegetative Reproduktionsorgane, z. B. Thalloconidien, bildet, die vom Wasser über kurze Entfernung verbreitet werden. Es ergibt sich ein typisches Vegetationsbild, bei dem in Abflurinnen des Regenwassers unterhalb einer adulten Flechte der Gattung *Umbilicaria* zahlreiche junge Thalli wachsen (HASENBÜTTL & POELT 1978, HESTMARCK 1990, SCHUSTER 1992). Es können auch Lobuli gebildet werden, die bereits mit Rhizinen besetzt sind und sich so nach ihrer Ablösung vom Mutterthallus leichter in Mikrospalten oder in Moosen verankern

können. Auch diese Effekte beeinflussen das Artenspektrum und die Verteilung der Arten in entscheidender Weise.

### Zusammenfassung

Die Zusammenstellung von relevanten Faktoren hat gezeigt, daß das Vegetationsbild von Flechten auf Blockhalden auf ein komplexes Interaktionssystem zurückzuführen ist. Es ist unmöglich, allgemeingültige Regeln aufzustellen. Vielmehr müssen die relevanten Faktoren in jedem Einzelfall herausgearbeitet werden. Neben den großflächigen Einflüssen wie Makroklima, Klimabereich und chemischen Eigenschaften des Substrats sind es vor allem die kleinräumigen Faktoren des Mikroklimas, die berücksichtigt werden müssen. Dazu treten die besonderen Reproduktions- und Interaktionsmöglichkeiten, die sich aus der symbiotischen Natur der Flechten herleiten und die unter dem Aspekt der Lebensstrategien zusammengefaßt werden können. Bei einer Betrachtung einer bestimmten Blockhalde muß deshalb von der im Klimabereich potentiell möglichen Flechtenvegetation ausgegangen werden. Diese kann mit dem aktuellen Vegetationsbild verglichen werden, um dann den Ursachen für mögliche standortspezifische Diskrepanzen nachzugehen.

### Literatur

- ARMSTRONG, R. A. (1974): The descriptive ecology of saxicolous lichens in an area of South Merionethshire, Wales. - *J. Ecol.* **62**, 33-45
- ARMSTRONG, R. A. (1982): Competition between three saxicolous species of *Parmelia* (lichens). - *New Phytol.* **90**, 67-72
- ASCASO, C., GALVAN, J. & ORTEGA, C. (1976): The pedogenic action of *Parmelia conspersa*, *Rhizocarpon geographicum* and *Umbilicaria pustulata*. - *Lichenologist* **8**, 151-171
- ASTA, J. & LETROUIT-GALINO, M. A. (1995): Observations on the early growth of *Rhizocarpon geographicum* thalli. - *Herzogia* **11**, 239-252
- BÜDEL, B. & LANGE, O. L. (1991): Waterstatus of green and bluegreen phycobionts in lichen thalli after hydration by water vapor uptake: Does it become turgid? - *Bot. Acta* **104**, 361-366
- BUTIN, H. (1954): Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. - *Biol. Zbl.* **73**, 459-502
- CANTERS, K. J., SCHÖLLER, H., JAHNS, H. M. & OTT, S. (1991): Microclimatic influences on lichen distribution and community development. - *The Lichenologist* **23**, 237-252
- CLAYDEN, S. R. (1998): Intraspecific and parasitic interactions in an association of *Rhizocarpon lecanorinum* and *R. geographicum*: observations and analogies. - *Lichenologist* (im Druck)
- FIALA, B. (1981): Mikroklimatische Untersuchungen an Flechtenstandorten der Alpen. - Diplomarbeit Frankfurt
- HALLBAUER, D. K. & JAHNS, H. M. (1977): Attack of lichens on quartzitic rock surfaces. - *Lichenologist* **9**, 119-122
- HANNEMANN, B. (1973): Anhangsorgane der Flechten. - *Bibl. Lichenol.* **1**, 1-124
- HASENBÜTTL, G. & POELT, J. (1978): Über die Brutkörner bei der Flechtengattung *Umbilicaria*. - *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **91**, 275-296
- HAWKSWORTH, D.L. & CHATER, A.O. (1979): Dynamism and equilibrium in a saxicolous lichen mosaic. - *Lichenologist* **11**, 75-80
- HAWKSWORTH, D. L. & ROSE, F. (1981): Lichen recolonization in Londons cleaner air. *Nature* **289**, 289-292
- HENSSEN, A. & JAHNS, H.M. (1973): Lichenes, eine Einführung in die Flechtenkunde. - Stuttgart
- HESTMARCK, G. (1990): Thalloconidia in the genus *Umbilicaria*. - *Nord. J. Bot.* **9**: 547-574
- JAHNS, H. M. (1982): The cyclic development of mosses and the lichen *Baeomyces rufus* in an ecosystem. - *Lichenologist* **14** (14), 261-265
- JAHNS, H. M. (1984): Morphology, reproduction and water relations - a system of morphogenetic interactions in *Parmelia saxatilis*. - *Nova Hedwigia, Beiheft* **19**, 715-737
- JAHNS, H. M. & FRITZLER, E. (1982): Flechtenstandorte auf einer Blockhalde. - *Herzogia* **6**, 243-270
- JAHNS, H. M. & OTT, S. (1983): Das Mikroklima dicht benachbarter Flechtenstandorte. - *Flora* **173**, 183-222
- JAHNS, H. M. & OTT, S. (1997): Life strategies in lichens - some general considerations. - *Bibl. Lichenol.* **67**, 45-63
- JOHN, E. A. (1989): An assessment of the role of biotic interactions and dynamic processes in the organization of species in a saxicolous lichen community. - *Can. J. Bot.* **67**, 2025-2037
- KAPPEN, L. (1989): Field measurement of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. - *Antarctic Science* **1**, 31-34
- KAPPEN, L. & LANGE, O. L. (1969): Cold resistance of lichens. - *Cryobiology* **6**, 267
- KAPPEN, L., FRIEDMANN, E. J. & GARTY, Y. (1981): Ecophysiology of lichens in the Dry Valleys of southern Victoria Land, Antarctica. I. Microclimate of the cryptoendolithic habitat. - *Flora* **171**, 236-265

- LANGE, O. L. (1953): Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. - *Flora* **140**, 39-97
- LANGE, O. L. (1954): Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. - *Arch. Met. Geograph. Bibl.* **B5**, 182-190
- LANGE, O. L. (1980): Moisture content and CO<sub>2</sub> exchange of lichens - *Oecologia* **45**, 82-87
- LANGE, O. L. & REDON, J. (1983): Epiphytische Flechten im Bereich einer chilenischen "Nebelose" (Fray Jorge). II. Ökologische Charakterisierung von CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt. - *Flora* **174**, 245-284
- LANGE, O. L., KILIAN, E. & ZIEGLER, H. (1986): Water vapour uptake and photosynthesis of lichens. - *Oecologia* **71**, 104-110
- LANGE, O. L., SCHULZE, E.-D. & KOCH, W. (1970): Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO<sub>2</sub>-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. - *Flora* **159**, 38-62
- LARSON, D. W. (1979): Lichen water relations under drying conditions. - *New Phytol.* **82**, 713-731
- LARSON, D. W. & KERSHAW, K. A. (1976): Studies on lichen-dominated systems. XVIII. Morphological control of evaporation in lichens. - *Can. Journ. Bot.* **54**, 2061-2073
- LAWREY, J. D. (1981): Evidence for competitive release in simplified saxicolous lichen communities. - *Am. J. Bot.* **68**, 1066-1073
- LETROUT-GALINO, M. A. & ASTA, J. (1994): Thallus morphogenesis in some lichens. - *Crypt. Bot.* **4**, 274-282
- ORWIN, J. (1970): Lichen succession on recently deposited rock surfaces. - *New Zealand J. Bot.* **8**, 452-477
- OTT, S. (1987): Die Besiedlung von Sanddünen durch Flechten. - *Nova Hedwigia* **45**, 53-81
- OTT, S. & SANCHO, L. G. (1993): Morphology and anatomy of *Caloplaca coralligera* as adaptation to extreme environmental conditions in the maritime Antarctic. - *Plant Systematic and Evolution* **185**, 123-132
- OTT, S. & SCHEIDEGGER, C. (1992): The role of parasitism in the co-development and colonization of *Peltula euploca* and *Glyphopeltis ligustica*. - *Symbiosis* **12**, 159-172
- OTT, S., ELDERS, U. & JAHNS, H. M. (1996a): Vegetation of the rock-alvar of Gotland. I. Microhabitats and succession. - *Nova Hedwigia* **63**, 433-470
- OTT, S., ELDERS, U. & JAHNS, H. M. (1997a): Vegetation of the rock-alvar of Gotland. II Microclimate of lichen-rich habitats. - *Nova Hedwigia* **64**, 87-101
- OTT, S., OSENBERG, E. & JAHNS, H. M. (1997b): Vegetation of the rock-alvar of Gotland. III Interaction of lichens in a rock habitat. - *Sym. Bot. Ups.* **32,1**, 209-222
- OTT, S., MEIER, T. & JAHNS, H. M. (1995): Development, regeneration and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. - *Can. J. Bot.* **73** (Suppl.1), 595-602
- OTT, S., SCHUSTER, G., BURGER, E. & JAHNS, H. M. (1996b): Distribution of lichens on rocks. - *Herzogia* **12**, 171-198
- PENTECOST, A. (1980): Aspects of competition in saxicolous lichen communities. - *Lichenologist* **12**, 135-144
- RABE, R. & WIEGEL, H. (1985): Wiederbesiedlung des Ruhrgebiets durch Flechten zeigt Verbesserung der Luftqualität an. *Staub Reinh. d. Luft* **45**, 124-126
- RIED, A. (1960): Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten II. - *Flora* **149**, 345-385
- SCHÖLLER, H. (1991): Flechtenverbreitung und Klima. - *Bibl. Lichenol.* **42**, 1-250
- SCHUSTER, G. (1985): Die Jugendentwicklung von Flechten - ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung. - *Bibl. Lichenol.* **20**, 1-206
- SCHUSTER, G. (1992): Development of adventive thalli in *Umbilicaria* HOFFM. - *Flora* **187**, 201-207
- SCHWARZ, A. (1998): Der Flechtenbewuchs eines Hochfjells in Zentral-Norwegen - Vorarbeiten für einen Vergleich zwischen Rondane und Hardanger Vidda. - Diplomarbeit Düsseldorf
- SEAWARD, M. R. D. & LETROUT-GALINO, M. A. (1991): Lichen recolonization of trees in the Jardin du Luxembourg, Paris. *Lichenologist* **23**, 181-186
- WILSKE, B. (1995): Vergleichende ökologische Untersuchungen an Flechtenstandorten der Alpen. - Diplomarbeit Düsseldorf
- WIRTH, V. (1972): Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. - *Diss. Bot.* **17**, 1-306
- WOOLHOUSE, M. W. J., HARMSSEN, R. & FAHRIG, L. (1985): On succession in a saxicolous lichen community. - *Lichenologist* **17**, 167-172

Anschrift der Autoren: Dr. SIEGLINDE OTT und Prof. Dr. HANS MARTIN JAHNS, Botanisches Institut der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf, Universitätsstr. 1, D-40225 Düsseldorf, BR Deutschland

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 1999

Band/Volume: [BH\\_37](#)

Autor(en)/Author(s): Ott Sieglinde, Jahns Hans Martin

Artikel/Article: [Flechten auf Blockhalden - eine Übersicht über besiedlungsrelevante Faktoren 85-91](#)