©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Individuum und Alter bei Flechten

Von

ROLAND BESCHEL

Mit 1 Abbildung

Eingelangt am 15. Juni 1955

Um das Alter eines Lebewesens zu bestimmen, muß man die Zeitspanne zwischen dem Entstehen und dem Sterben des Individuums messen. Bei den sogenannten höheren Tieren und höheren Pflanzen ist diese Methode selbstverständlich und einfach in der Durchführung. Schwierig wird sie aber bei vielen, scheinbar einfachen, niederen Lebewesen. Bei den Flechten stößt man sowohl bei der Zeitbestimmung des Entstehens und des Sterbens, als auch bei der Abgrenzung des Individuums auf Probleme. Nicht einmal die Feststellung, ob ein Flechtenlager lebt, ist ohne weiteres möglich. Flechten sehen nach jahrelangem Liegen im Herbar noch so aus, wie sie eingesammelt wurden. Wann der Tod bei einem Lager den Trockenschlaf beendet, läßt sich nur schwer bestimmen. LANGE 1953 verwendete die einsetzende Atmung nach dem Wiedereinquellen zum Nachweis der Vitalität.

Andererseits kann man die Vitalität einer Flechte an ihrem Wachstum erkennen. Flechten nehmen aber äußerst langsam an Größe zu. Direkte Nachmessungen haben nur bei den raschwüchsigen Arten Erfolg und müssen mindestens in Jahresabständen durchgeführt werden. Solche Messungen machten LOTSY 1890 (zitiert nach TOBLER 1925), FINK 1917, LINKOLA 1918, BESCHEL 1950 b und 1954 a. Die indirekte Wachstumsmessung zeigt bessere Ergebnisse. Auf einem dem Alter nach bekannten Substrat sind die größten Flechten ungefähr gleichaltrig. Da bei wenig Untersuchungen viele Fehlerquellen auftreten, müssen möglichst viele Substrate untersucht werden. Solche Substrate findet man in den Grabzeichen der Friedhöfe. Schon NYLANDER 1868 benutzte diese Methode der datierten Unterlage. Ein Verzeichnis der Arbeiten über die vielseitige Anwendung dieser Methode stellte ich seinerzeit zusammen (BESCHEL 1950 b). Hat man durch direkte oder indirekte Wachstumsmessung die mittlere Wachstumsgeschwindigkeit einer Flechte an einem Fundort errechnet, so kann man aus der Maximalgröße der Flechtenlager an anderen Fundorten mit gleichen Umweltsbedingungen auf das Höchstalter dieser Flechten schließen.

Sehr alte Lager findet man bei Flechten selten. Extreme Singularitäten des Klimas können die Flechten direkt vernichten. Das Substrat

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

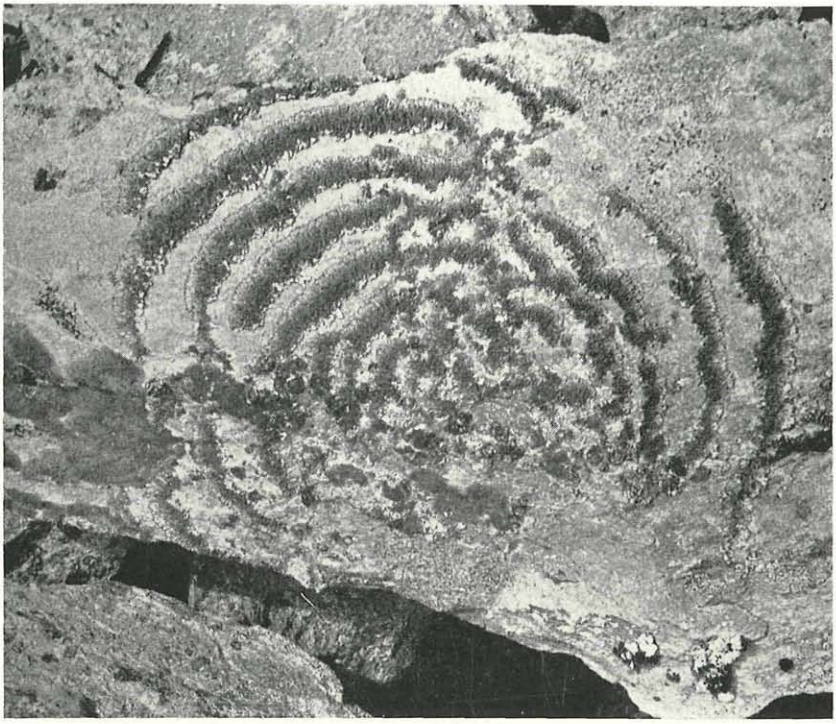

Abb. 1. Vielfacher Hexenring von *Parmelia encausta*, äußerster etwa 250jährig, ca. 70 cm Durchmesser, auf Gneis im Inneren Hochebenkar bei Obergurgl, Tirol. (Phot. HEUBERGER).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

verwittert z. B. durch Spaltenfrost. Die Flechte selbst kann eine Gesteinsoberfläche so zersetzen, daß eine dünne Schicht samt der Flechte abspringt. Chemische Veränderungen der Unterlage, z. B. bei zunehmender Düngung durch Vogelmist (SERNANDER 1912) bringen die stenoionen Arten zum Absterben. Bäume wachsen und stoßen laufend Borke ab. Die darauf wachsenden Flechten können also gar nicht ihr mögliches Alter erreichen, sondern sterben schon vorher. Über die Geschwindigkeit des Abblätterns bei verschiedenen Bäumen hat VARESCHI geschrieben. Auf ausdauernden Substraten bekämpfen sich die Flechten selbst und schränken gegenseitig ihr Wachstum ein (BITTER 1899, HÄYREN 1914, DEGELIUS 1940). Stoßen Lager der gleichen Art zusammen, dann erwächst ein neues Problem. Die beiden Lager verschmelzen häufig und leben wie ein Individuum weiter (TOBLER 1919 und 1925). Junge Lager keimen auf einem unbesiedeltem Substrat oft nahe beieinander. Wahrscheinlich entstehen die meisten Flechtenlager gar nicht aus einem einzelnen Fortpflanzungskörper, einer Soredie oder einer Isidie, oder aus einer Pilzspore und einer Algenzelle, sondern aus einer ganzen Gruppe solcher. Bei vielen Flechtenarten, die auf geneigter Unterlage wachsen, fallen die Fortpflanzungskörper nach unten und keimen in nächster Nähe des alten Lagers aus. So entstehen bei *Physcia ascendens* und *Physcia nigricans* lange Streifen eines Flechtenrasens. Wo fängt hier ein Lager an und wo hört es auf? Das Absterben des alten Lagers wird nicht bemerkt. Viele Flechten sind sehr restitutionsfähig. Ein Lagerbruchstück kann wieder zu einem neuen Lager auswachsen. Ein abgerissener Teil einer Bartflechte kann auf einen tiefer liegenden Ast fallen und dort eine neue Haftscheibe bilden.

Die meisten Blattflechten und viele Krustenflechten breiten sich aber regelmäßig von der Keimungsstelle nach allen Richtungen auf dem Substrat aus. So wächst ein scheibenförmiges Lager heran. Die zentralen Lagerpartien sind demnach die ältesten. Sie bilden auch meist zuerst Fortpflanzungskörper. Dabei aber gehen sie zugrunde. Sie lösen sich von der Unterlage ab, bröckeln weg, oder lösen sich auf. Das Ausbrechen setzt bei den einzelnen Arten zu verschiedener Zeit ein; an den untersuchten Grabzeichen begann es frühestens bei *Placodium saxicola* nach 25 Jahren, bei *Caloplaca elegans* nach 13 Jahren, bei *Physcia aipolia* und *P. stellaris* nach 14 Jahren, bei *P. orbicularis* nach 10 Jahren und bei *Parmelia exasperatula* nach 9 Jahren; es begann spätestens nach 20 Jahren bei *Physcia orbicularis*, während die anderen erwähnten Arten nicht auszubrechen brauchen, wenn die klimatischen Bedingungen sehr günstig sind. Im Hochgebirge trifft man Flechtenringe von *Parmelia encausta, P. stygia, P. alpicola, P. saxatilis* und *P. lanata*, im Norden besonders *P. centrifuga*, die bis zu zwei Meter Durchmesser haben. Bei ihnen setzt das Ausbrechen nach ungefähr 50 Jahren ein. Vgl. Abb. 1.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Wenn nur die ältesten Teile ausbrechen, geht das Wachstum rein zentrifugal weiter, während innen ein neues Lager entstehen kann. Gelegentlich werden auch jüngere Teile mitgerissen. Dann kann mit der Regeneration ein zentripetales Wachstum einsetzen. Der Ring kann auch in Teilstücke zerfallen, die für sich weiter wachsen. So entstehen aus einem Lager mehrere. Wann stirbt also das einzelne Lager? Wo liegt die Grenze des Individuums?

Bis jetzt wurde noch gar nicht berücksichtigt, daß die Flechten Symbiosen sind. Bei den meisten Arten aber bestimmt der Flechtenpilz das Lager. Während die Algenzellen als Einzeller oder Zellkolonien anzusprechen sind, ist der Pilz ganz sicher nicht bloß eine Hyphe, sondern das gesamte Myzel mit den Fruchtkörpern. Wenn ich also von Flechten als Individuen spreche, so bezieht es sich auf den Flechtenpilz. Auch von dieser Seite her kann ich darum die von GRUMMANN 1951 und SANTESSON 1954 stammenden Vorschläge unterstützen, die Flechten systematisch den Pilzen beizuordnen.

Wenn uns auch, bedingt durch unsere eigene geschlossene Organisation, die Grenze des Individuums bei Tier und Pflanze leicht zu definieren scheint, müssen wir doch bedenken, daß sich die Natur auch da nicht in starre Formen pressen läßt. Wo liegt die Grenze bei einem Gras mit vielen Sprossen aus einem verzweigten Wurzelstock, wo bei einer alpinen Polsterpflanze wie *Silene acaulis* mit einem Polster von über zwei Meter Durchmesser, in dem alle Teile zusammenhängen, wo bei einer Orgelkoralle oder einer Hydroidpolypenkolonie? Besonders dort, wo ein Vielzeller höherer Ordnung entsteht, ein Tierstock wie ein Bandwurm, eine Hirnkoralle oder gar eine Staatsqualle, versagt unser, aus der Menschenperspektive gewonnener Individuumsbegriff gänzlich. Es bleibt schließlich nur mehr das sich dauernd wandelnde Protoplasma einer sich verändernden Art, das in seinen Erscheinungsformen gelegentlich Einheiten bildet, die wir Individuen nennen.

In diesem Sinne läßt sich auch das deutlich umgrenzte Lager einer Flechte als Individuum bezeichnen, auch wenn die zentralen oder basalen Lagerteile längst mehrfach durch jüngeres Protoplasma ersetzt worden sind. Denn auch wir bezeichnen uns als Individuen, obwohl durch unseren Stoffwechsel innerhalb eines Jahrzehntes ein Großteil unseres Körper regeneriert wird. Schwierig aber bleibt die Trennung der Einzelindividuen von Kollektivindividuen bei vielen Flechten. Für die Altersbestimmung kommen nur Flechten in Frage, die deutlich abgegrenzt sind. In Anlehnung an die Ausführungen von MATTICK 1951 über Wuchsformen und Bestandbildung möchte ich eine Gliederung der Flechten nach ihrer Individualität vornehmen und dabei gleich die Arten ausscheiden, die wegen ihrer unklaren Individuumsgrenze für eine Altersuntersuchung nicht in Frage kommen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

A) Individuen s. str. Nur als Einzelpflanzen auftretend; ohne Verwachsung und ohne Aufspaltung der Lager.
   1. Bäumchenflechten wie *Cladonia alpestris,*
   2. Nabelflechten wie *Umbilicaria pustulata,*
   3. Die meisten Wanderflechten wie *Aspicilia esculenta.*

B) Individuen s. l. Häufig als Einzelindividuen auftretend.
   I. Verwachsungen zweier Lager möglich, Aufspaltung selten.
      1. Strauchflechten s. str. wie *Evernia prunastri,*
      2. Schildflechten wie *Peltigera canina,*
      3. Krustenflechten mit deutlich abgegrenztem Lagerrand, die nicht schuppig oder schmallappig werden, z. B. *Rhizocarpon geographicum.*
   II. Aufspaltung möglich, Verwachsungen selten.
      1. Die meisten Bartflechten wie *Usnea dasypoga,*
      2. große, rasenbildende Strauchflechten wie *Cetraria islandica,*
      3. Die ringbildenden Blattflechten des Hochgebirges wie *Parmelia stygia.*
   III. Aufspaltung und Verwachsung möglich, aber nicht die Regel.
      1. Die meisten Blattflechten wie *Parmelia caperata,*
      2. Schmallappige Krustenflechten wie *Placodium saxicola.*

C) Stets unscharf begrenzte Flechtenindividuen. Die meisten im Substrat wachsenden Krustenflechten ohne deutliche Abgrenzung des Lagerrandes wie *Caloplaca cerina.*

D) Flechtenkolonien ohne Möglichkeit der Individuenabgrenzung.
   1. Fadenfilzflechten wie *Ephebe lanata,*
   2. Schuppenrasen wie *Cladonia digitata,*
   3. Schuppenkrusten wie *Psora ostreata,*
   4. Staubflechten wie *Lepraria aeruginosa.*

E) Individuen höherer Ordnung.
   1. Polsterflechten wie *Stereocaulon alpinum,*
   2. Lockere Wanderflechten der Gattung *Cladonia.*

Diese Einteilung faßt selten systematische Einheiten zusammen. *Ramalina pollinaria* wächst z. B. meist als isolierte Strauchflechte (B I 1). An einem beschatteten Quarzphyllitblock bei Landeck in Tirol aber sah ich alle Übergänge vom Strauchrasen über Schuppenrasen und Schuppenkruste bis zu einer leprösen Staubflechte (D 4). So können je nach den Standortsbedingungen viele Arten eine ganz verschiedene Individualität besitzen.

Dem Klima kommt dabei besondere Bedeutung zu; es beeinflußt aber nicht nur die Individualität, sondern auch Wachstumsgeschwindigkeit (Linkola 1918, Nienburg 1919, Beschel 1954) und Alter. Nur in durchfeuchtetem Zustand können die Flechten wachsen. Lufttrocken

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

atmen sie ganz wenig und sind damit in einem Zustand latenter Lebenstätigkeit. Auch dem Rhythmus, in dem Befeuchtung und Austrocknung aufeinander folgen, kommt große Bedeutung zu. Das Leben einer Flechte ist an den meisten Standorten viel länger latent als aktiv. Das aktive Leben wird aber an Standorten mit extremen Temperaturen besonders eingeschränkt. In den polaren Kältewüsten und den Hochgebirgen wirkt die tiefe Temperatur, solange das Flechtenplasma flüssig bleibt, durch Verlangsamung des Stoffwechsels, während unterhalb des Gefrierpunktes des Plasmas das Leben wieder latent wird (SCHOLANDER 1953). Die Wachstumsgeschwindigkeit aber scheint der aktiven Lebensdauer proportional zu sein. Nachrichten über das langsame Wachstum der arktischen und der Hochgebirgsflechten geben ARNOLD 1868—97, FREY 1922, FAEGRI 1933 und 1951, AHLMANN 1941, MATTICK 1941, BESCHEL 1950 a und DAHL 1954. Direkte Nachmessungen hatten kaum Erfolg. Meist wurde das Wachstum aus dem Durchmesser maximal großer Flechtenthalli auf datierten Unterlagen erschlossen. Solche Flächen sind entweder dem Alter nach bekannte Moränen, vom Gletscher frei gegebene Felsflächen, Bergsturzmaterial oder Bauwerke. Wie bereits eingangs erwähnt, ist es nicht schwierig, von der Wachstumsgeschwindigkeit auf das Höchstalter der Arten zu schließen. Dabei zeigt es sich, daß Hochgebirgsflechten ein sehr hohes Alter erreichen.

Einen Vergleich der Höchstalter einiger Flechten verschiedener Höhenlagen gebe ich in der folgenden Tabelle. Doch ist dabei zu bedenken, daß es sich in vielen Fällen nicht um das tatsächlich erreichbare Alter (A) handelt, sondern um das Alter des Substrates bis zu seinem Zerfall (Z), oder um die zunehmende Konkurrenz anderer Flechten (K). Die von LINKOLA 1918 angegebenen Altersgrenzen einiger Blattflechten entsprechen denen der in tieferen Lagen beobachteten Flechten.

Höchstalter von Flechten verschiedener Höhenlagen

Art	Höchstalter	Ursache	Meereshöhe in m	Fundort
Verrucaria nigrescens PERS.	40	Z	440	Eternitdach in Salzburg-Gnigl
Collema cristatum (L.) G. H. WEB.	20	A	430	Kalkgrabplatte im St. Petersfriedhof Salzburg
Lecidea parasema NYL.	20	A	440	Holzkreuz im Kommunalfriedhof Salzburg

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Art	Höchstalter	Ursache	Meereshöhe in m	Fundort
Lecidea promiscens NYL.	250	K	2050	Gneisblock Waxeggkees, Zillertal
	550	K	2720	Gneis, Ghio di Grand Neiron, Gran Paradiso
Rhizocarpon geographicum (L.) DC.	350	KA	2500	Gneisblock, Längentaler Ferner, Stubaital
	1300	KA	2750	Gneisplatte, Ghio di Lavacciú, Gran Paradiso
Umbilicaria cylindrica (L.) ACH.	60	A	2300	Quarzit, Goldbergkees, Sonnblick
		A	2550	Granitblock, Hintereisferner, Ötztal
Lecanora chlarona (ACH.) NYL. em. MAGNUSSON	10	A	580	Holzkreuz, Ostfriedhof, Innsbruck
Lecanora dispersa (PERS.) RÖHL.	25	A	440	Zement, Grabeinfassung, Salzburg-Gnigl
Lecanora badia (PERS.) ACH.	400	ZK	2800	Glimmerschiefer, Colle Lauson, Gran Paradiso
Aspicilia cinerea (L.) KBR.	800	AK	2600	Granitblock, Vernagtferner, Ötztal
	1000	AK	2050	Gneisblock, Waxeggkees, Zillertal
Placodium saxicola (POLL.) KBR.	40	Z	580	Kalkgrabstein, Ostfriedhof, Innsbruck
Parmelia exasperatula NYL.	5	Z	1000	epiphyll auf Fichte, Mutterer Alm, Innsbruck
	27	A	580	Quarzporphyr, Ostfriedhof, Innsbruck

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Art	Höchstalter	Ursache	Meereshöhe in m	Fundort
	35	A	600	Holzkreuz, Tummelplatz, Innsbruck
Parmelia physodes (L.) ACH.	5	Z	700	epiphyll auf Fichte, oberhalb Rum, Innsbruck
	40	A	600	Holzkreuz, Tummelplatz, Innsbruck
	60	A	2350	Augengneis, Wurtenkees, Sonnblick
Parmelia encausta (SM.) NYL.	250	A	2100	Gneisblock, Schwarzensteinkees, Zillertal
Usnea comosa (ACH.) RÖHL.	30	A	440	Holzkreuz, Kommunalfriedhof, Salzburg
Caloplaca elegans (LINK) TH. FR.	35	A	580	Kalkgrabstein, Ostfriedhof, Innsbruck
	100	A	2750	Gneisblock, Ghio di Lavacciù, Gran Paradiso
Xanthoria parietina (L.) TH. FR.	25	A	600	Kalkgrabstein, Friedhof Zirl, Tirol
Physcia ascendens BITTER	14	A	800	Labradorit, Grabstein, Landeck
Physcia caesia (HOFFM.) HAMPE	34	A	580	Kalkgrabstein, Ostfriedhof, Innsbruck
	250	A	2680	Gneisblock, Ghio di Montcorvè, Gran Paradiso

Bei einzelnen Arten treten große Schwankungen der Lebensdauer auf. Bei *Parmelia exasperatula* bewirkt in der Tallage der feuchtere und schattigere Standort ein höheres Alter. Im Hochgebirge werden alle Flechten älter als dieselben Arten im Tal. Gleiche Flechtenarten erreichen in kontinentalen Gebieten meist ein höheres Alter als in ozeani-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

schen. Durch das langsamere Wachstum an kontinentalen Standorten ist die Konkurrenz geringer und die Größenzunahme dauert länger an. Für die Hochgebirgsflechten unserer Breiten dürfte daher folgende Regel gelten: Die Wachstumsgeschwindigkeit ist der aktiven Lebensdauer im Jahr direkt und dem Höchstalter umgekehrt proportional. *Aspicilia cinerea* ist eine Ausnahme; sie erreicht in kontinentalen Gebieten bei langsamerem Wachstum geringeres Alter als in relativ ozeanischen Gebieten.

Groß ist auch die Schwankungsbreite bei Arten einer Gattung: *Lecidea* 20—550, *Lecanora* 10—400, *Parmelia* 35—250, *Physcia* 14—250 Jahre. Ähnlich hohe Altersschwankungen innerhalb einer Pflanzengattung treten sonst nur bei wenigen Angiospermen auf (z. B. *Euphorbia* und *Senecio*). Auch Kollektivindividuen, wie die Polster von *Silene acaulis* können im Gegensatz zu den einzelwachsenden Arten der Gattung sehr alt werden. Polster dieser Art erreichen im Vorfeld des Hintereisferners im Ötztal sicher 200 und im Vorfeld des Ghio di Montandeyne (Gran Paradiso) 250 Jahre.

Das Höchstalter der Flechten schwankt, soweit ich dies feststellen konnte, zwischen wenigen Jahren (1—5) bei epiphyllen Arten und 1300 Jahren beim epipetren *Rhizocarpon geographicum*. In der Arktis werden Flechten eventuell noch älter.

Zusammenfassung

Die Bestimmung der Lebensdauer bei Flechten bereitet Schwierigkeiten, die einerseits auf dem langsamen Wachstum, andererseits auf der häufig verwischten Individualität beruhen. Durch die Methode der datierten Unterlage kann das Alter indirekt bestimmt werden. Erst die Analyse der Individualität gibt aber sichere Voraussetzungen. Das Alter der Flechten ist innerhalb einer Art durch die unterschiedlichen Standortsbedingungen großen Schwankungen unterworfen. Die Extremwerte der Lebensdauer liegen wahrscheinlich bei ungefähr einjährigen, epiphyllen, tropischen und über 1000-jährigen, epipetren, arktischen Flechten.

Schrifttum

AHLMANN H. W. 1941. Studies in North East Greenland 1939—40. Geograf. Ann. 23: 145—209.

ARNOLD F. 1868—97. Lichenologische Ausflüge in Tirol. Teil XIV Nachtr. bei XVIII, Teile XV, XVI, XVII, XXII, XXIII, XXIV, XXVII. Verh. zool. bot. Ges. Wien.

BESCHEL R. 1950 a. Flechten als Altersmaßstab rezenter Moränen. Z. f. Gletscherkde. N. F. 1: 152—161.

— 1950 b. Stadtflechten und ihr Wachstum. (Dissertation Innsbruck).

— 1954 a. Eine Flechte als Niederschlagsmesser. Wetter und Leben 6: 56—60.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

— 1954 b. Growth of Lichens, a Mathematical Indicator of Climate. Rapp. & Communic. 8. int. bot. Kongr. Paris Sekt. 7/8: 148.

BITTER G. 1899. Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Jb. wiss. Bot. 33: 47—127.

DAHL E. 1954. Cryptogamic Flora of the Arctic VII. Lichens. The bot. Review 20: 463—476.

DEGELIUS G. 1940. Studien über die Konkurrenzverhältnisse der Laubflechten auf nacktem Fels. Medd. Göteborgs bot. Trädgard 14: 195—219.

FAEGRI K. 1933. Über Längenvariationen einiger Gletscher des Jostedalsbre und die dadurch bedingten Pflanzensukzessionen. Bergens Mus. Arbok 7: 137—142.

— 1951. Lavarter som glaciologiske måleinstrumenter. Naturen 9: 278—282.

FINK B. 1917. The Rate of Growth and Ecesis in Lichens. Mycologia 9 (3): 138—158.

FREY E. 1922. Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend im Gebiet der zukünftigen Stauseen. Mitt. naturf. Ges. Bern 1921 (6): 85—281.

GRUMMANN V. 1951. The Uniformity of the Terminology of Mycology and Lichenology. Proc. 7. int. bot. Kongr. Stockholm 1950: 811.

HÄYRÉN E. 1914. Über die Landvegetation und Flora der Meeresfelsen von Tvärminne. Acta Soc. Fauna Flora fenn. 39 (1): 1—193.

LANGE O. L. 1953. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. Flora 140: 39—97.

LINKOLA K. 1918. Messungen über den jährlichen Längenzuwachs einiger *Parmelia* und *Parmeliopsis*-Arten. Medd. Soc. Fauna Flora fenn. 44: 153—158.

LOTSY J. P. 1890. Beiträge zur Biologie der Flechtenflora des Hainberges bei Göttingen. (Dissertation Göttingen).

MATTIK F. 1941. Die Vegetation frostgeformter Böden der Arktis, der Alpen und des Riesengebirges. Rep. spec. nov. Beih. 126: 129—183.

— 1951. Wuchs- und Lebensformen, Bestand- und Gesellschaftsbildung der Flechten. Bot. Jb. 75: 378—424.

NIENBURG W. 1919. Studien zur Biologie der Flechten I—III. Z. f. Bot. 11 (1/2): 1—38.

NYLANDER W. 1868. Flora: 355. Zitiert nach BOULY DE LESDAIN M. 1948. Ecologie de quelques sites de Paris. Encycl. biogeogr. ecol. 4: 1—97, p. 57.

SANTESSON R. 1954. The General Taxonomy of Lichenized Fungi. Rapp. & Communic. 8. int. bot. Kongr. Paris Sekt. 18—20: 9—12.

SCHOLANDER P. F., FLAGG W., HOCK R. J. & IRVING L. 1953. Studies on the Physiology of Frozen Plants and Animals in the Arctic. J. cell. and comp. Physiol. 42: 1—56.

SERNANDER R. 1912. Studier öfver lafvarnes biologi I. Nitrofila lafvar. Svensk bot. Tidskr. 6: 803—883.

TOBLER F. 1919. Über Wachstumsmessungen an Keimlingen von *Cetraria glauca*. Ber. dtsch. bot. Ges. 37: 364—368.

— 1925. Biologie der Flechten. Berlin.

VARESCHI V. Epixylenstudien III. (Unveröff. Manuskr.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1955

Band/Volume: 6_1_2

Autor(en)/Author(s): Beschel Roland Ernst

Artikel/Article: Individuum und Alter bei Flechten. 60-68