

Bedeutung alter Wälder für Flechten: Schlüsselstrukturen, Vernetzung, ökologische Kontinuität

Christoph Scheidegger
Silvia Stofer

Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)*
Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft (CH)

Bedeutung alter Wälder für Flechten: Schlüsselstrukturen, Vernetzung, ökologische Kontinuität

In der Schweiz sind 621 Flechtenarten an den Lebensraum Wald gebunden. Davon benötigen 134 prioritäre Waldarten spezielle Massnahmen zur langfristigen Arterhaltung. Fast drei Viertel der Waldarten gelten als Altbaum-Flechten, weil sie an Schlüsselstrukturen gebunden sind, welche als phänologische Altersmerkmale von Bäumen gelten. Gefährdete Waldflechten (Kategorien CR, EN und VU der roten Listen) benötigen signifikant grössere Stammdurchmesser, um sich auf Bäumen zu etablieren als ungefährdete Arten (LC und NT). Verschiedene gefährdete Arten sind wegen ihrer eingeschränkten Ausbreitungsradien zudem an eine hohe ökologische Kontinuität gebunden, was sie als Altwald-Flechten auszeichnet. Die konsequente Förderung der prioritären Altbaum- und Altwald-Flechten ist eine dringende Aufgabe für den Artenschutz im Wald. Dabei erhält die Erhaltung der noch vorhandenen Vorkommen im bewirtschafteten Wald, etwa durch die gezielte Ausscheidung von Biotopbäumen, eine zentrale Bedeutung. Damit jedoch die ökologische Kontinuität der Schlüsselstrukturen gewährleistet werden kann, müssen künftige Biotopbäume in enger Nachbarschaft zu existierenden Vorkommen gefördert werden.

Keywords: lichens, forest, keystone structures, ecological continuity, conservation, above-ground biodiversity, Switzerland

doi: 10.3188/szf.2015.0075

* Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, E-Mail christoph.scheidegger@wsl.ch

Flechten gehören zu den Pilzen, nehmen aber wegen ihrer symbiotischen Lebensweise zusammen mit einer Grünalge oder einem Cyanobakterium ökologisch eine eigenständige Rolle ein. Flechten wachsen im Wald auf Gestein, Erde, Totholz oder auf der Borke von lebenden und toten Bäumen, wo sie krusten-, blatt- oder strauchförmige Lager bilden.

Aktuell sind aus der Schweiz nahezu 1800 Flechtenarten bekannt (Clerc & Truong 2012). Die Rote Liste der gefährdeten Flechten der Schweiz behandelt nur die 786 baum- und erdbewohnenden Flechten (Scheidegger et al 2002). 621 dieser Arten sind an den Lebensraum Wald gebunden, sind also eigentliche Waldarten (BUWAL & WSL 2005, Scheidegger & Stofer 2009). Davon werden 281 Arten aufgrund ihrer Gefährdung und der internationalen Verantwortung, welche die Schweiz für sie trägt, als prioritäre Waldarten eingestuft (BAFU 2011, Scheidegger et al 2015, in Vorbereitung¹). In dieser Gruppe der potenziellen Förderarten im Wald wurde neben den baum- und erdbewohnenden Flechten auch Arten der Gruppe der Totholzflechten berücksich-

tigt. Sie sind in allen Naturräumen der Schweiz verbreitet (Abbildung 1). 134 prioritäre Waldarten benötigen spezielle Massnahmen zur langfristigen Arterhaltung. Als prioritäre Waldarten mit klarem Massnahmenbedarf gehören sie zu den sogenannten Waldzielarten (BAFU 2011).

Flechten können zwar auf allen Altersklassen von Bäumen vorkommen, fast drei Viertel der Waldarten sind jedoch an Kleinstandorte, meist Schlüsselstrukturen (Tews et al 2004) gebunden, die als phänologische Altersmerkmale von Bäumen gelten (Scherzinger 1996) und auf dicke oder alte Bäume beschränkt sind. Solche Arten werden im Folgenden als Altbaum-Flechten bezeichnet. Inwiefern alte Wälder zusätzlich zum Vorhandensein alter Bäume Merkmale aufweisen, welche das Vorkommen baumbewohnender Altwald-Flechten begünstigen, soll hier anhand der räumlichen und zeitlichen Vernetzung von Schlüsselstrukturen diskutiert werden.

¹ SCHEIDEGGER C, STOFER S, SENN-IRLET B (in Vorbereitung) 4.8 Gefährdete Arten. In: BAFU, editor. Waldbericht 2015. Bern: Bundesamt für Umwelt.

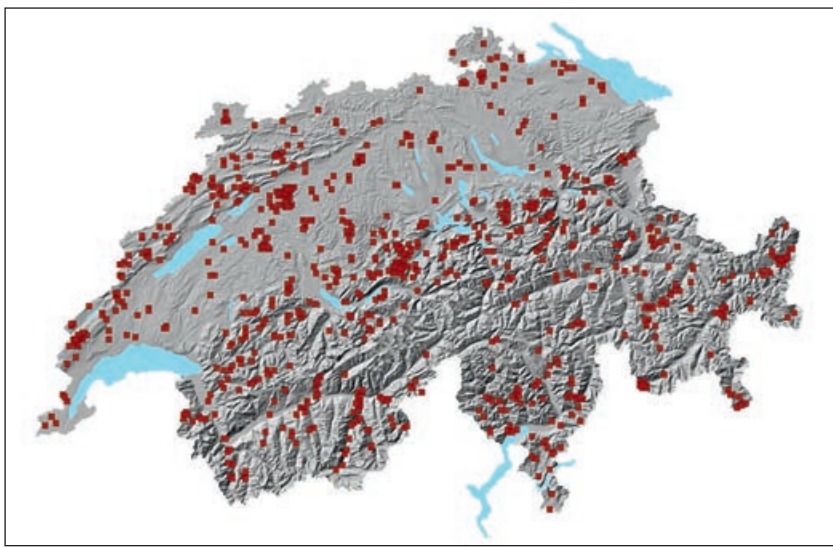


Abb 1 Verbreitung aktueller Funde prioritärer baum-, totholz- und erdbewohnender Waldflechtenarten. Datenbankauszug SwissLichens (Stofer et al 2011) vom 6.1.2015.

Flechten auf dicken oder alten Bäumen: Altbaum-Flechten

Das Vorhandensein von dicken oder alten Bäumen fördert in allen Waldgesellschaften eine hohe Flechtendiversität. Basierend auf 75 246 aktuellen Nachweisen (ab 1989) von 509 baumbewohnenden Flechten aus der Schweiz haben wir untersucht, ob es in Bezug auf den Baumdurchmesser auf Brusthöhe (BHD) Unterschiede im Vorkommen 1) zwischen Altbaum-Flechten (Scheidegger & Stofer 2009) und Arten ohne Bindung an alte Bäume und 2) der Arten der unterschiedlichen Rote-Liste-Kategorien (Scheid-

egger et al 2002) gibt. Präsenzdaten stammen aus der Datenbank des Nationalen Daten- und Informationszentrums der Schweizer Flechten SwissLichens (Stofer et al 2011). Berücksichtigt wurden Nachweise, welche Angaben zum Fundort, zur Baumart sowie zum BHD enthalten. Für jede Art wurden Minimal-, Mittel- und Maximalwerte der gemessenen BHD berechnet, wobei der kleinste gemessene BHD 1 cm und der grösste 307 cm betrug.

Zwischen den Altbaum-Flechten und den übrigen Flechtenarten konnten signifikante Unterschiede bei den besiedelten Baumdimensionen festgestellt werden. So war sowohl der minimale als auch der mittlere BHD deutlich grösser bei den Altbaum-Flechten (Median 25.8 cm resp. 50.1 cm; Tabelle 1) als bei den übrigen untersuchten Flechtenarten (Median 9.9 cm resp. 43.0 cm). Die maximalen BHD der von Altbaum-Flechten besiedelten Bäume sind dann interessanterweise nicht mehr grösser, was darauf hinweist, dass die meisten Flechtenarten auch auf sehr dicken Bäumen wachsen können.

Weiter konnten gefährdete Arten (Rote-Liste-Kategorien «CR», vom Aussterben bedroht; «EN», stark gefährdet; «VU», verletzlich) im Vergleich mit nicht gefährdeten («NT», potenziell gefährdet; «LC» nicht gefährdet) an signifikant dickeren Bäumen nachgewiesen werden (Tabelle 2). Bei vom Aussterben bedrohten Arten («CR») beträgt der Median der minimalen BHD 37.9 cm und ist damit grösser als bei verletzlichen Arten («VU»; 17.3 cm; Tabelle 2). Bei den mittleren BHD sind die Unterschiede zwischen den Gefährdungskategorien jedoch nicht mehr signifikant. Wir schliessen daraus, dass gefährdete Waldflechten sich erst auf relativ dicken Bäumen etablieren können. Weil aber nur ein kleiner Anteil der dicken Bäume von seltenen Arten besiedelt wird, können gefährdete Waldflechten nur dann effektiv erhalten werden, wenn ihre Vorkommen erfasst und gezielt geschützt werden.

Die Bindung zahlreicher Flechtenarten an dicke oder alte Bäume erklärt sich dadurch, dass dicke Stämme mit rissiger Borke von Arten besiedelt werden können, welche an jüngeren Bäumen noch nicht

Gruppe	Anzahl	Brusthöhendurchmesser (Median; cm)		
		minimaler	mittlerer	maximaler
Altbaum-Flechten	146	25.8	50.1	86.2
Andere Baumflechten	363	9.9	43.0	100.3
Kruskal-Wallis-Test, Prob>ChiSq		<0.0001	<0.0001	<0.0059

Tab 1 Unterschiede zwischen Altbaum-Flechtenarten und übrigen baumbewohnenden Flechtenarten in Bezug auf den minimalen, mittleren und maximalen Brusthöhendurchmesser der besiedelten Bäume.

Rote-Liste-Kategorie		Anzahl Arten	Kruskal-Wallis-Rangsummentest						
			Minimaler Brusthöhendurchmesser		Score Sum	Exp. Score	Score Mean	K	Stufen
			Median (cm)	75%-Quantil (cm)					
Gefährdet	Vom Aussterben bedroht (CR)	31	37.9	57.3	12 659	7905	408.36	5.99	A
	Stark gefährdet (EN)	80	23.2	38.2	28 562	20 400	357.03	6.76	AB
	Verletzlich (VU)	84	17.3	29.8	25 085	21 420	298.63	2.98	B
Nicht gefährdet	Potenziell gefährdet (NT)	84	9.5	18.2	18 034	21 420	214.69	-2.75	C
	Nicht gefährdet (LC)	224	8.3	15.3	43 239	57 120	193.03	-8.43	C
Ungenügende Datengrundlage (DD)		6	33.9	52.0	2 215	1 530	369.25	1.91	ABC

Tab 2 Unterschiede in Bezug auf den minimalen Brusthöhendurchmesser von baumbewohnenden Flechtenarten der verschiedenen Gefährdungskategorien. Die Stufen mit unterschiedlichen Lettern unterscheiden sich signifikant (Nonparametric Comparisons For All Pairs Using Dunn Method For Joint Ranking).

vorgekommen sind, und Flechten, welche an der glatten Borke junger Stämme vorkommen, später vermehrt auf dünneren Ästen festgestellt werden. Im typischen Fall wird dadurch der Artenreichtum baumbewohnender Flechten am Einzelbaum mit dem Baumalter zunehmen. Die höhere Artenzahl auf älteren Bäumen ist deshalb weniger das Resultat der durch Dickenwachstum des Stammes zusätzlich entstandenen Fläche oder der früh begonnenen Akkumulation von Arten am Stamm. Vielmehr beruht die ausgeprägte Veränderung der Flechtenvegetation weitgehend auf den erst an älteren Bäumen sukzessive entstehenden Kleinstandorten (Bollmann et al 2009). Diese können wegen ihrer Bedeutung als Lebensraum für Flechten als Schlüsselstrukturen bezeichnet werden. Dazu gehören beispielsweise Borkenrisse, regengeschützte Stammseiten oder eine bei

alten Bäumen oft erhöhte Wasserspeicherkapazität der Borke (Tabelle 3).

Solche Schlüsselstrukturen charakterisieren meist sehr spezifische Standortansprüche von Flechten. Zum Beispiel weisen schräg stehende Stämme eine durch überdurchschnittlich viel Stammabflusswasser begünstigte, länger feucht bleibende Stammseite auf, welche den wechselfeuchten Flechten eine längere physiologische Aktivität ermöglicht. Eine ähnliche Wirkung hat vermorschende Borke alter Bäume, die eine erhöhte Wasserspeicherkapazität aufweist und damit als Lebensraum für die seltenen Wald-Grübchenflechte (*Sticta sylvatica*), die Russige Grübchenflechte (*S. fuliginosa*) und die Rötliche Goldzitzenflechte (*Thelopsis rubella*) infrage kommt. Als gegenteilige Spezialisierung können die zahlreichen Stecknadelflechten der Gattungen *Chaenotheca*

Schlüsselstruktur	Spezifische ökologische Merkmale	Beispiele
Baumart	Borken-pH-Wert, Nährstoffgehalt und Borkenexsudate mit teilweise allelopathischer Wirkung	<i>Bactrospora dryina</i> auf <i>Quercus</i> sp., <i>Rinodina isidioides</i> auf <i>Castanea sativa</i> , <i>Bacidia friesiana</i> auf <i>Sambucus nigra</i>
Dünne Äste in Schattenkrone	Raschere Aufnahme von Feuchtigkeit aus Nebel; Schutz vor direkter Sonneneinstrahlung	<i>Ochrolechia szatalaensis</i> , <i>Bryoria capillaris</i> , <i>B. implexa</i> , <i>Ramalina thrausta</i>
Leicht schräg stehende Bäume (5–15° Abweichung aus dem Lot)	Stark unterschiedliche Verfügbarkeit von Stammabflusswasser: Neigungsfläche bleibt durch Stammabflusswasser und direkte Beregnung länger feucht, überhängende Stammseite bietet Schutz vor direkter Beregnung	Neigungsfläche: <i>Lobaria pulmonaria</i> , <i>Sticta fuliginosa</i> , <i>Agonimia allobata</i> ; Überhängende Stammseite: <i>Bactrospora dryina</i> , <i>Arthonia byssacea</i>
Bewuchs von Moosen oder mikrobiellen Krusten	Biologische Interaktionen, erhöhte Wasserverfügbarkeit	<i>Normandina acroglypta</i> , <i>N. pulchella</i> , <i>Fellhanera gyrophorica</i>
Alte Borke	Niedrigerer Säuregrad, teilweise erhöhte Wasserspeicherkapazität	<i>Arthonia vinosa</i> , <i>Thelotrema lepadinum</i> , <i>Thelopsis rubella</i> , <i>Fellhaneropsis vezdae</i>
Borkenverletzung, biotisch und abiotisch	Erhöhung pH-Wert und Nährstoffverfügbarkeit	Viele Arten, keine spezifischen in der Schweiz
Borkenrisse und Borkenstege	Schutz vor direkter Beregnung, erhöhte Luftfeuchtigkeit, diffuse Beleuchtung	<i>Chaenotheca</i> sp. div., <i>Calicium</i> sp. div., <i>Caloplaca lucifuga</i>
Totholz stehend (in der Schweiz ungenügend untersucht)	Glatter Holzkörper nach Abfallen der Borke ist Lebensraum von meist konkurrenzschwachen Krustenflechten, welche sich nur an diesem Lebensraum oft grossflächig entwickeln können. An Laub- und Nadelbäumen charakteristische Arten	Arten der Gattungen <i>Micarea</i> , <i>Calicium</i>
Verkohlt Holz an stehenden Bäumen	Veränderte chemische Zusammensetzung des Substrats, Ausschluss von Konkurrenten	Arten der Gattung <i>Hypocoenomyce</i>
Totholz liegend (in der Schweiz ungenügend untersucht)	Verschiedene Abbaustadien von zähmorsch bis torfartig vermodert weisen baumartenspezifische Flechtengesellschaften auf	<i>Cladonia</i> , <i>Micarea</i> , <i>Anzina carneonivea</i> , <i>Protothelienella leucothelia</i>
Felsflächen (in der Schweiz ungenügend untersucht)	Dauernd in unterschiedlichem Masse beschattete Felsflächen im Wald weisen charakteristische Flechtengesellschaften auf	<i>Parmelina</i> , <i>Parmotrema</i> , <i>Gomphillus calycioides</i> , <i>Psilolechia lucida</i>
Erdflächen ohne Streuauflage	Vor allem an wechsellustigen Standorten oft von Flechten dominiert	<i>Cladonia</i> , <i>Peltigera</i> , <i>Thelocarpon imperceptum</i>
Bestandesstruktur und Mischungsgrad	Komplexe horizontale und vertikale Bestandesstruktur ermöglicht rasch wechselnde Lichtverhältnisse während Tages- und Jahresgang. Photosynthese begünstigt durch Lichtflecken, welche über Flechtenlager wandern	<i>Lobaria amplissima</i> , <i>Usnea</i> , <i>Bryoria</i>

Tab 3 Schlüsselstrukturen für Altbaum-Flechten am Einzelstamm und im Bestand. Daten aus Clauzade & Roux 1985, Smith et al 2009, Wirth et al 2013.



Abb 2 Flechtenwald mit der Engelshaarflechte (*Usnea longissima*) bei Muotathal.

und *Calicium*, aber auch die Eichen-Stabflechte (*Bactrospora dryina*) und die Feinfaserige Fleckflechte (*Arthonia byssacea*) genannt werden. Mit ihren hydrophoben Lagern nehmen sie Wasser nur in Form von hoher Luftfeuchtigkeit auf und wachsen nur an regengeschützten Kleinstandorten wie überhängende Stammseiten oder Borkenrisse.

Flechten in alten Wäldern: Altwald-Flechten

In einer vergleichenden Untersuchung von unterschiedlich bewirtschafteten Wäldern in Südfinnland konnte nachgewiesen werden, dass der Artenreichtum von mit Cyanobakterien assoziierten Flechten in Wäldern, in denen die Bäume relativ früh geerntet wurden («early mature managed»), deutlich niedriger war als in vergleichbaren Beständen, in denen die Bäume erst zu einem späteren Zeitpunkt gefällt wurden («late mature managed»). Die Autoren schliessen daraus, dass eine Erhöhung der Umtriebszeit auf über 120 Jahre die Diversität von baum- und totholzbewohnenden Flechten erhöhen könnte (Kuusinen & Siitonen 1998). Daneben wird die Seltenheit von Totholz besiedelnden, gefährdeten Flechtenarten auf das weitgehende Fehlen von grobem Totholz in bewirtschafteten Wäldern zurückgeführt (Kruys et al 1999).

Inwieweit diese Unterschiede auf Schlüsselstrukturen, räumlicher Vernetzung von Habitaten

zu einem Habitatverbund oder zusätzlich auf eine historische Vernetzung von Habitaten auf engstem Raum zurückzuführen sind, hängt sowohl von der Ökologie der betrachteten Flechtenarten als auch den unterschiedlichen Waldtypen und deren natürlicher Dynamik ab. In jüngeren, oft vor etwas mehr als 100 Jahren aufgeforsteten Wäldern fehlen alte Bäume mit den entsprechenden Schlüsselstrukturen weitgehend. In alten Wäldern, welche seit mehreren hundert Jahren ununterbrochen auf der gleichen Fläche bestehen und teilweise seit mehreren Baumgenerationen als Dauerwald bewirtschaftet werden, sind nicht nur alte Bäume flechtenreich. In solchen Beständen tragen auch Bäume ohne die erwähnten phänologischen Altersmerkmale oft eine vielfältige Flechtenvegetation. So können an klimatisch begünstigten, oft luftfeuchten Stellen baumbewohnende Flechten eine so hohe Biomasse aufweisen, dass von eigentlichen Flechtenwäldern gesprochen wird, so zum Beispiel in lichtreicheren subalpinen Nadelwäldern, wo Bart- und Strauchflechten vor allem Äste der Schattenkrone dicht bewachsen können (Abbildung 2). Solche Wälder weisen meist auch eine grosse Artenvielfalt und einen hohen Anteil an seltenen und gefährdeten Arten auf (Camenzind & Wildi 1991, Dietrich 1991, Frei 2003, Groner 1990, Scheidegger et al 1991). Aus verschiedenen internationalen Untersuchungen geht hervor, dass Artenreichtum bei baumbewohnenden Flechten durch die vorherrschende Baumart (Jüriado et al 2009), die Baumartenvielfalt (Király et al 2013), die klimatischen Bedingungen, die Bestandesstruktur und den Stammdurchmesser (Dymytra et al 2014) beeinflusst werden. Weitere, oft mit alten, nicht oder extensiv bewirtschafteten Wäldern assoziierten Substrate wie Felsflächen (Boch et al 2013) sowie stehendes und liegendes Totholz mit unterschiedlichem Vermorschungsgrad stellen weitere Lebensräume für oft artenreiche Flechtengesellschaften dar (Frey 1952, Frey 1959, Kruys et al 1999, Nascimbene et al 2014, Ódor et al 2014, Scheidegger 1985).

Räumliche Vernetzung: Lebensraumverbund

Als symbiotische Organismen haben Flechten komplexe ausbreitungsbiologische Strategien entwickelt. Flechtenarten, welche sich mittels einzelliger Sporen ausbreiten, gehören zu den häufigsten Besiedlern isolierter Bäume in offenen Landschaften, wie durch vergleichende Untersuchungen entlang von Landnutzungsgradienten nachgewiesen werden konnte (Stofer et al 2006). Nebst der geschlechtlichen Vermehrung des Pilzpartners mittels Sporen können Flechten symbiotische Ausbreitungseinheiten entwickeln, die es ihnen erlauben, die in der Flechtensymbiose involvierten Symbionten gemeinsam auszubreiten. Dies kann durch mehrere Zentimeter lange Lagerfragmente einer Bartflechte erfolgen, welche durch Windeinwirkung vom Lager losgerissen wer-



Abb 3 Die Echte Lungenflechte (*Lobaria pulmonaria*) weist in Europa ein grosses Verbreitungsgebiet auf, ist aber in bewirtschafteten Wäldern selten geworden.

den, oder durch spezialisierte, nur Bruchteile eines Millimeters grosse vegetative Ausbreitungseinheiten. Die körnig-mehligen vegetativen Ausbreitungseinheiten von Flechten (Soredien) sind deutlich grösser als Sporen und verfügen dadurch über ein stark eingeschränktes Ausbreitungsspektrum, was das gegenwärtige Verbreitungsmuster von zahlreichen baumbewohnenden Flechtenarten zu beeinflussen scheint (Dettki et al 2000, Sillett et al 2000).

Die Echte Lungenflechte (*Lobaria pulmonaria*; Abbildung 3) ist eine weit verbreitete Blatflechte, die in vielen Gebieten aus bewirtschafteten Wäldern bereits verschwunden (Wirth 1968) oder verglichen mit unbewirtschafteten Wäldern deutlich seltener geworden ist. Ein Vergleich der räumlichen Populationsstruktur in borealen Wäldern Finnlands hat gezeigt, dass in bewirtschafteten Wäldern gefundene Vorkommen eine starke räumliche Aggregation aufweisen, wogegen die Vorkommen in Vergleichsflächen in einem Urwald gleichmässiger verteilt waren (Gu et al 2001). Die Autoren folgern daraus, dass die räumliche Vernetzung der Habitatbäume und damit der Lebensraumverbund der Echten Lungenflechte durch die Bewirtschaftung gestört wurde.

Zeitliche Vernetzung: ökologische Kontinuität

Zusätzlich zu den gegenwärtigen vorhandenen Lebensraumbedingungen wurden eine hohe Flechtendiversität und eine erhöhte Häufigkeit von gefährdeten Arten in Wäldern mit einer hohen ökologischen Kontinuität in Verbindung gebracht. Die Notwendigkeit einer über Jahrhunderte erhaltenen räumlich-zeitlichen Vernetzung der charakteristischen Flechtenhabitate wurde von Frey (1958) und später von Rose (1976, 1992) postuliert. Dieses Konzept betrifft Flechtenarten, die von Schlüsselstrukturen abhängig sind und zudem ein ausgesprochen eingeschränktes Ausbreitungspotenzial aufweisen.

Verschwindet eine Schlüsselstruktur in einem Bestand und entwickelt sich erst zu einem späteren Zeitpunkt wieder, kann sie nicht wieder von der inzwischen verschwundenen Art besiedelt werden, weil die Art über einen zu geringen Ausbreitungsradius verfügt. Solange Schlüsselstrukturen vorhanden sind, können sich Populationen dieser Arten lokal halten. Eine Ausbreitung einer Population in neu entstandene Lebensräume ist wegen des geringen Ausbreitungspotenzials für anspruchsvolle Arten in ökologisch relevanten Zeiträumen jedoch kaum zu erwarten.

Im sehr niederschlagsreichen Klima Westschottlands sind Arten, welche einerseits an hoch-ozeanisches Klima gebunden sind und andererseits für Altbäume charakteristische Kleinstrukturen benötigen, auf alte Wälder angewiesen, weil diese Arten ausserhalb des Waldes aus klimatischen Gründen nicht gedeihen können (Whittet & Ellis 2013).

Für die Schweiz fehlen detaillierte vergleichende Untersuchungen der Artenvielfalt zwischen alten und neu begründeten Wäldern mit vergleichbarer struktureller Diversität und Baumartenzusammensetzung. Wir erwarten jedoch, dass auch in Mitteleuropa Arten, die eine enge Bindung an Lebensräume mit erhöhter Luftfeuchtigkeit stellen, typischerweise eine höhere Anforderung an ökologische Kontinuität stellen als Arten, die an regelmässig austrocknende Lebensräume angepasst sind. Beobachtungen zu den in der Schweiz sehr seltenen Arten Engelshaar-Flechte (*Usnea longissima*; Abbildung 2), Engelshaar-Astflechte (*Ramalina thrausta*) und Korallen-Kugelträger (*Sphaerophorus globosus*) stützen jedenfalls diese Annahme.

Für die seltene und geschützte Echte Lungenflechte (Abbildung 3), welche in verschiedenen Ländern als Indikatorart für ökologische Kontinuität gilt, konnte im regionalen Naturpark «Jura vaudois» die Auswirkung unterschiedlicher Bewirtschaftung (traditionelle Einzelstammnutzung respektive eine zwischen 1850 und 1900 lokal stark erhöhte Entnahme von Nadelhölzern für die Köhlerei) und eines historischen Waldbrandes (1871) auf die genetische Diversität der Population untersucht werden (Kalwij et al 2005). Es zeigte sich, dass sich auf der Fläche mit Einzelstammnutzung durch die über Jahrhunderte aufrechterhaltene räumliche und zeitliche Vernetzung eine hohe genetische Diversität der Lungenflechte auf Ebene Einzelbaum und Waldbestand erhalten konnte. Die kleinen Distanzen zwischen Trägerbäumen und nachwachsenden Bäumen erlaubten es der Flechte, jeden Baum mehrmals zu besiedeln. Dadurch wird auch gewährleistet, dass die für die sexuelle Vermehrung nötigen komplementären Paarungstypen kleinräumig, meist auf dem gleichen Baum, gemeinsam vorkommen (Singh et al 2012, Singh et al 2015). Sexuelle Vermehrung erfolgt durch die Bildung von Sporen, welche verglichen

Downloaded from <http://jfr.journal.elsevier.com/0075.pdf> (68/27/5/2324069/sz/2015_0075.pdf) by guest on 11 April 2021

mit den vegetativen Ausbreitungseinheiten über einen deutlich grösseren Ausbreitungsradius verfügen (Scheidegger & Werth 2009). Auf der Waldbrandfläche konnten die vor rund 140 Jahren neu angesamten Bergahorne dank der sehr grossen, in der unmittelbaren Nähe zur Waldbrandfläche vorhandenen Lungenflechten-Population besiedelt werden. Durch das hohe Lichtangebot auf der offenen Fläche wurde das Aufkommen des Bergahorns stark begünstigt, sodass nach wenigen Jahrzehnten bereits wieder ausreichend Lebensraum für die Lungenflechte vorhanden war. Die genetische Diversität der Lungenflechte ist auf dieser Fläche allerdings deutlich niedriger als auf den Flächen, die einzelstammweise oder für die Köhlerei genutzt worden waren (Werth & Scheidegger 2012, Werth et al 2006). Nur die Vorkommen auf einer kleinen Gruppe alter Bäume zeigen vergleichsweise hohe Werte (Bolli et al 2008), was darauf schliessen lässt, dass die Lungenflechte zusammen mit ihren Trägerbäumen das Brandereignis überlebt hatte (Wagner et al 2006, Werth et al 2006). Auf der restlichen Waldbrandfläche wurden nur vier verschiedene Haplotypen der Lungenflechte nachgewiesen. Die neuen Ahorne in dieser Fläche wurden folglich nur durch einige wenige, unabhängige Ereignisse besiedelt.

Diese Untersuchungen zeigten, dass flächige Störungen bei Arten, welche sich pro Generation nur über wenige Dutzend Meter ausbreiten können, zu einer Unterbrechung des räumlich-zeitlichen Lebensraumverbundes führen können. Lebensräume, die ausserhalb des Ausbreitungsradius liegen, bleiben in der Regel unbesiedelt oder können nur durch sehr seltene Ereignisse kolonisiert werden. Für Arten, die noch stärker als die Lungenflechte an Altbaumstrukturen gebunden sind, wie die Eichenstabflechte (*Bactrospora dryina*; Abbildung 4), die sich erst

an über 90-jährigen Eichen etablieren kann (Scheidegger et al 2014, Weber 2000), oder die Rötliche Goldzitzenflechte (*Thelopsis rubella*), die erst an über 200-jährigen Eichen beobachtet werden kann, hat eine Unterbrechung des räumlich-zeitlichen Lebensraumverbundes noch viel stärkere Auswirkungen.

Wir müssen deshalb davon ausgehen, dass Arten, welche über eingeschränkte Ausbreitungsradien verfügen und an alte Bäume gebunden sind, hohe Ansprüche an eine kleinräumige Vernetzung ihrer Lebensräume stellen. Eine Fragmentierung ihrer Populationen hat in der Regel Auswirkungen über mehrere Jahrhunderte zur Folge.

Schlussfolgerung

Eine konsequente Förderung von Altbaum- und Altwald-Flechten ist eine dringende Aufgabe für den Artenschutz im Wald. Nur so können die 134 prioritären Waldarten erhalten werden. Dabei erhält die Erhaltung der noch vorhandenen Vorkommen eine zentrale Bedeutung. Wegen der bei diesen Arten oft nur kleinräumig möglichen Ausbreitung ist zusätzlich zu der Erhaltung gegenwärtiger Vorkommen auf eine kleinräumige Vernetzung der künftigen Lebensräume hinarbeiten. Gerade weil die Fläche an ausgeschiedenen Schutzgebieten wie Wald- und Sonderwaldreservaten von Experten als deutlich zu niedrig erachtet wird (Guntern et al 2013), kommt der gezielten Förderung von Altbaum- und Altwald-Flechten auch im bewirtschafteten Wald eine grosse Bedeutung zu. Allerdings werden sich diese Instrumente für den Artenschutz seltener und gefährdeter Baumflechten im Wirtschaftswald nur dann bewähren, wenn bei der Auswahl von Biotopbäumen und Altholzinseln die Vorkommen der prioritären Waldflechten gezielt berücksichtigt werden. Im Allgemeinen sind prioritäre Waldflechten mit einem geringen Flächenbedarf zu fördern. An einem Biotopbaum lassen sich oft mehrere Arten erhalten, und verschiedene Arten kommen auf verschiedenen Baumarten vor, welche über ähnliche Borkeneigenschaften verfügen. Die von Guntern et al (2013) und Lachat & Bütler (2009) vorgeschlagene Dichte von zehn Biotopbäumen pro Hektare erachten wir als ausreichend, damit Strukturelemente einer Baumart in genügender Dichte erhalten bleiben. In Mischwäldern, in welchen Biotopbäume verschiedener Baumarten und mit unterschiedlichen Altbaum-Flechten bezeichnet werden, muss die Dichte von Biotopbäumen entsprechend erhöht werden. Damit weiter die ökologische Kontinuität der Schlüsselstrukturen gewährleistet werden kann, müssen künftige Biotopbäume in enger Nachbarschaft zu existierenden Vorkommen gefördert werden. Andernfalls vermögen Instrumente wie Biotopbäume und Altholzinseln zwar das Erlöschen von noch vor-



Abb 4 Die Eichenstabflechte (*Bactrospora dryina*; links) kann sich erst an über 90-jährigen Eichen (rechts) etablieren.

handenen Vorkommen zu verzögern, unterstützen eine Vermehrung gefährdeter Flechtenarten auf eine nachfolgende Generation von Trägerbäumen aber nur ungenügend. ■

Eingereicht: 14. November 2014, akzeptiert (mit Review): 21. Januar 2015

Dank

Wir danken Michèle Kaennel-Dobbertin für die wertvollen Diskussionen im Zusammenhang mit der Übersetzung der Zusammenfassung sowie dem Bundesamt für Umwelt (Datenzentrum SwissLichens) und dem Schweizerischen Nationalfonds (NCCR Plant Survival, und 31003A-127346) für die finanzielle Unterstützung.

Literatur

- BAFU (2011)** Liste der National prioritären Arten. Arten mit nationaler Priorität für die Erhaltung und Förderung. Stand 2010. Bern: Bundesamt Umwelt. 132 p.
- BOCH S, PRATI D, HESSENMÖLLER D, SCHULZE ED, FISCHER M (2013)** Richness of lichen species, especially of threatened ones, is promoted by management methods furthering stand continuity. *PLoS ONE* 8: e55461.
- BOLLI JC, WAGNER HH, KALVIJ JM, WERTH S, CHERUBINI P ET AL (2008)** Growth dynamics after historic disturbance in a montane forest and its implication for an endangered epiphytic lichen. *Bot Helv* 118: 111–127.
- BOLLMANN K, BERGAMINI A, SENN-IRLET B, NOBIS M, DUELLI P ET AL (2009)** Konzepte, Instrumente und Herausforderungen bei der Förderung der Biodiversität im Wald. *Schweiz Z Forstwes* 160: 53–67. doi: 10.3188/szf.2009.0053
- BUWAL, WSL (2005)** Waldbericht 2005 – Zahlen und Fakten zum Zustand des Schweizer Waldes. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landsch. 151 p.
- CAMENZIND R, WILDI E (1991)** The epiphytic lichen flora of the Gurnigel-Gantrisch forest (Canton of Berne, Switzerland). *Bot Helv* 101: 183–198.
- CLAUZADE G, ROUX C (1985)** Likenoj de Okcidenta Europo ilustrita determinlibro: Bulletin de la Soc Bot Centre-Ouest, Nouv. Série, Numéro spéc. 7. 893 p.
- CLERC P, TRUONG C (2012)** Catalogue des lichens de Suisse. www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/cataloguelichen. Version 2.0, 11.6.2012 (20.1.2015).
- DETTKI H, KLINTBERG P, ESSEEN PA (2000)** Are epiphytic lichens in young forests limited by local dispersal? *Ecoscience* 7: 317–325.
- DIETRICH M (1991)** The lichen flora of the Merli forest, Giswil OW (central Switzerland). *Bot Helv* 101: 167–182.
- DYMYTROVA L, NADYEINA O, HOBI M, SCHEIDEGGER C (2014)** Topographic and forest-stand variables determining epiphytic lichen diversity in the primeval beech forest in the Ukrainian Carpathians. *Biodiv Conserv* 23: 1367–1394.
- FREI M (2003)** Die Baumflechte des Eichenwitwaldes von Wildenstein. *Mitt Nat.forsch Ges bd Basel* 7: 157–171.
- FREY E (1952)** Die Flechtenflora und -vegetation des Nationalparks im Unterengadin. 1. Teil: Die diskokarpen Blatt- und Stauchflechten. *Ergeb Wiss Unters Schweiz Natl.park* 3: 357–503.
- FREY E (1958)** Die anthropogenen Einflüsse auf die Flechtenflora und -vegetation in verschiedenen Gebieten der Schweiz. Ein Beitrag zum Problem der Ausbreitung und Wanderung der Flechten. *Veröff Geobot Inst Eidgenöss Tech Hochsch, Stift Rübel Zür* 33: 91–107.
- FREY E (1959)** Die Flechtenflora und -Vegetation des Nationalparks im Unterengadin. 2. Teil: Die Entwicklung der Flechtenvegetation auf photogrammetrisch kontrollierten Dauerflächen. *Ergeb Wiss Unters Schweiz Natl.park* 6: 241–319.
- GRONER U (1990)** Die epiphytischen Makroflechten im Bödmerenwaldgebiet, Muotatal SZ. *Ber Schwyz Natforsch Ges* 9: 77–93.
- GU WD, KUUSINEN M, KONTTINEN T, HANSKI I (2001)** Spatial pattern in the occurrence of the lichen *Lobaria pulmonaria* in managed and virgin boreal forests. *Ecography* 24: 139–150.
- GUNTERN J, LACHAT T, PAULI D, FISCHER M (2013)** Flächenbedarf für die Erhaltung der Biodiversität und der Ökosystemleistungen in der Schweiz. Bern: Forum Biodiversität. 234 p.
- JÚRIADO I, LIIRA J, PAAL J, SUIJA A (2009)** Tree and stand level variables influencing diversity of lichens on temperate broad-leaved trees in boreo-nemoral floodplain forests. *Biodiv Conserv* 18: 105–125.
- KALVIJ JM, WAGNER HH, SCHEIDEGGER C (2005)** Effects of stand-level disturbances on the spatial distribution of a lichen indicator. *Ecol Appl* 15: 2015–2024.
- KIRALY I, NASCIBENE J, TINYA F, ÓDOR P (2013)** Factors influencing epiphytic bryophyte and lichen species richness at different spatial scales in managed temperate forests. *Biodiv Conserv* 22: 209–223.
- KRUYNS N, FRIES C, JONSSON BG, LÄMÄS T, STÅHL G (1999)** Wood-inhabiting cryptogams on dead Norway spruce (*Picea abies*) trees in managed Swedish boreal forests. *Can J For Res* 29: 178–186.
- KUUSINEN M, SIITONEN J (1998)** Epiphytic lichen diversity in old-growth and managed *Picea abies* stands in southern Finland. *J Veg Sci* 9: 283–292.
- LACHAT T, BÜTLER R (2009)** Kommen wieder harte Zeiten für alt- und totholzabhängige Arten? *Bündner Wald* 62 (5): 75–81.
- NASCIBENE J, FONTANA V, SPITALE D (2014)** A multi-taxon approach reveals the effect of management intensity on biodiversity in Alpine larch grasslands. *Sci Total Environ* 487: 110–116.
- ÓDOR P, KIRÁLY I, TINYA F, BORTIGNON F, NASCIBENE J (2014)** Reprint of: Patterns and drivers of species composition of epiphytic bryophytes and lichens in managed temperate forests. *For Ecol Manage* 321: 42–51.
- ROSE F (1976)** Lichenological indicators of age and environmental continuity in woodlands. In: Brown DH, Hawksworth DL, Bailey RH, editors. *Lichenology: progress and problems*. London: Academic Press. pp. 279–307.
- ROSE F (1992)** Temperate forest management: its effects on bryophyte and lichen floras and habitats. In: Bates JW, Farmer A, editors. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Oxford: Clarendon Press. pp. 211–233.
- SCHEIDEGGER C (1985)** Systematische Studien zur Krustenflechte *Anzina carneonivea* (Trapeliaceae, Lecanorales). *Nova Hedwigia* 41: 191–218.
- SCHEIDEGGER C, CLERC P, DIETRICH M, FREI M, GRONER U ET AL (2002)** Rote Liste der gefährdeten baum- und erdbewohnenden Flechten der Schweiz. Bern: Bundesamt Umwelt Wald Landsch, Vollzug Umwelt. 124 p.
- SCHEIDEGGER C, DIETRICH M, FREI M, KELLER C, KUHN N ET AL (1991)** Zur Waldflechtenflora des westlichen Aargauer Mittelandes und ihrem Wandel seit 1960. *Mitt Aargau nat.forsch Ges* 33: 175–192.
- SCHEIDEGGER C, STOFER S (2009)** Flechten im Wald: Vielfalt, Monitoring und Erhaltung. In: Kräuchi N, editor. *Langzeitforschung für eine nachhaltige Waldnutzung*. Birmensdorf: Eidg Forsch.anstalt WSL. pp. 39–50.
- SCHEIDEGGER C, WERTH S (2009)** Conservation strategies for lichens: insights from population biology. *Fungal Biol Rev* 23: 55–66.
- SCHEIDEGGER C, ZIEGLER M, HELBLING L (2014)** Artenförderung per Transplantation. *Pro Natura Mag* (1): 32–33.

- SCHERZINGER W (1996) Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Stuttgart: Ulmer. 447 p.
- SILLETT SC, MCCUNE B, PECK JE, RAMBO TR, RUCHTY A (2000) Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests. *Ecol Appl* 10: 789–799.
- SINGH G, DAL GRANDE F, CORNEJO C, SCHMITT I, SCHEIDEGGER C (2012) Genetic basis of self-incompatibility in the lichen-forming fungus *Lobaria pulmonaria* and skewed frequency distribution of mating-type idiomorphs: Implications for conservation. *PLoS ONE* 7: e51402.
- SINGH G, DAL GRANDE F, WERTH S, SCHEIDEGGER C (2015) Long term consequences of disturbances on reproductive strategies of the rare epiphytic lichen *Lobaria pulmonaria*: clonality a gift and a curse. *FEMS Microbiol Ecol* 91: 1–11.
- SMITH CW, APTROOT A, COPPINS BJ, FLETCHER A, GILBERT OL ET AL (2009) The lichens of Great Britain and Ireland. London: British Lichen Society. 1046 p.
- STOFER S, BERGAMINI A, ARAGÓN G, CARVALHO P, COPPINS BJ ET AL (2006) Species richness of lichen functional groups in relation to land use intensity. *Lichenologist* 38: 331–353.
- STOFER S, SCHEIDEGGER C, CLERC P, DIETRICH M, FREI M ET AL (2011) SwissLichens – Webatlas der Flechten der Schweiz, Modul Gefährdung (Version 2). www.swisslichens.ch, Datenbankauszug vom 17.7.2014.
- TEWS J, BROSE U, GRIMM V, TIELBÖRGER K, WICHMANN MC ET AL (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31: 79–92.
- WAGNER HH, WERTH S, KALWIJ JM, BOLLI JC, SCHEIDEGGER C (2006) Modelling forest recolonization by an epiphytic lichen using a landscape genetic approach. *Landsc Ecol* 21: 849–865.
- WEBER C (2000) Langzeit-Monitoring der physiologischen Aktivität und der Transplantation von *Bactrospora dryina*: Ein Beitrag zur Naturschutzbiologie einer seltenen Mittellandflechte. Bern: Univ Bern, Lizentiatsarbeit. 63 p.
- WERTH S, SCHEIDEGGER C (2012) Congruent genetic structure in the lichen-forming fungus *Lobaria pulmonaria* and its green-algal photobiont. *Mol Plant-Microbe Interact* 25: 220–230.
- WERTH S, WAGNER HH, HOLDEREGGER R, KALWIJ JM, SCHEIDEGGER C (2006) Effect of disturbances on the genetic diversity of an old-forest associated lichen. *Mol Ecol* 15: 911–921.
- WHITTET R, ELLIS CJ (2013) Critical tests for lichen indicators of woodland ecological continuity. *Biol Conserv* 168: 19–23.
- WIRTH V (1968) Soziologie, Standortsökologie und Areal des *Lobaria pulmonariae* im Südschwarzwald. *Bot Jahrb* 88: 317–365.
- WIRTH V, HAUCK M, SCHULTZ M (2013) Die Flechten Deutschlands. Stuttgart: Ulmer. 1244 p.

Signification de vieilles forêts pour lichens: structures-clés, mise en réseau et continuité écologique

En Suisse, 621 espèces de lichens sont inféodées au milieu naturel forestier. Parmi celles-ci, 134 espèces forestières prioritaires nécessitent des mesures spéciales pour leur conservation à long terme. Près des trois quarts des lichens forestiers sont associés aux vieux arbres parce qu'ils sont tributaires de structures-clés considérées comme des caractéristiques propres à ces arbres matures. Les espèces de lichens menacées (CR, EN et VU selon la classification des listes rouges) ont besoin de troncs plus gros pour s'établir que les espèces non menacées (LC et NT). En outre, plusieurs espèces menacées sont tributaires d'une continuité écologique élevée en raison de leur faible rayon de dispersion. Ceci les distingue en tant qu'espèces liées aux vieilles forêts. La conservation cohérente des espèces de lichens prioritaires liées aux vieux arbres et aux forêts anciennes est une mission urgente de la conservation des espèces en forêt. Un aspect central est celui de la conservation des occurrences encore présentes dans les forêts exploitées, notamment par l'identification ciblée d'arbres-habitats. Toutefois, pour assurer la continuité écologique des structures-clés, les futurs arbres-habitats devront être choisis à proximité immédiate d'occurrences existantes.

The importance of old-growth forests for lichens: keystone structures, connectivity, ecological continuity

In Switzerland, 621 lichen species are associated with forest habitats, of which 134 priority forest lichen species need special measures for their long-term conservation. Almost three-quarters of the forest species are considered old-tree dependent lichens because they depend on keystone structures, which are phenological traits of old trees. Threatened forest lichens (red list categories CR, EN and VU) require significantly larger stem diameters to establish compared to non-threatened species (LC and NT). Because of a limited dispersal capacity several lichen species also depend on a high ecological continuity, which characterizes them as old-growth forest lichens. The conservation of old-tree and old-growth forest dependent lichens in general and specifically the preservation of occurrences in managed forests by maintaining specific habitat trees is an urgent task for biodiversity conservation in forests. However, in order to ensure ecological continuity of keystone structures, future habitat trees must be fostered in close proximity to existing occurrences of rare and endangered lichen species.