



Christoph Scheidegger
Christine Keller
Silvia Stofer

Flechten

der Schweiz

Vielfalt, Biologie, Naturschutz

Mit 52 Exkursionen

Haupt

**Christoph Scheidegger
Christine Keller
Silvia Stofer**

Flechten der Schweiz

Vielfalt, Biologie, Naturschutz

Mit 52 Exkursionen

! Haupt

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	7
Biologie, Ökologie und Naturschutz der Flechten	11
1 Über dieses Buch	12
2 Biologie einer Symbiose	14
2.1 Flechten als ernährungsbiologische Gruppe der Pilze	15
2.2 Flechtenstoffe: Schutzstrategien vor Fressfeinden und Konkurrenten	21
3 Wuchsformen des Lagers	22
3.1 Krustenflechten	23
3.2 Blattflechten	27
3.3 Strauchflechten	33
4 Vermehrungsstrategien und Ausbreitungsbiologie der Flechten	34
4.1 Geschlechtliche Vermehrung des Pilzpartners	36
4.2 Formen der Fruchtkörper, Asci und Sporen	38
4.3 Vegetative Ausbreitungseinheiten	43
5 Wechselfeuchte Lebensweise: Bei Stress abschalten	52
5.1 Anatomie des Lagers	53
5.2 Ökologischer Vorteil der wechselfeuchten Lebensweise	56
5.3 Vorteil der Poikilohydrie in arktisch-alpiner Umgebung	57
6.1 Stellung der Flechten im Pilzsystem	60
6.2 Seit wann in der Erdgeschichte gibt es Flechten?	67
7 Flechtenstandorte und Lebensraumtypologie	68
7.1 Gestein	69
7.2 Erde	71
7.3 Borke	72
7.4 Totholz	74
7.5 Moose und Pflanzenreste	75
7.6 Mehrjährige Blätter und Nadeln	76
7.7 Spezielle Substrate: Metall, Glas	77

8	Ökosystemfunktionen und -dienstleistungen von Flechten	78
8.1	Gesteinsverwitterung	79
8.2	Erosionsschutz, Keimung von Samen	79
8.3	Primärproduktion und Stickstoffassimilation	80
8.4	Nahrungsnetz	80
8.5	Lebensraum, Unterschlupf, Tarnung und Nistmaterial	81
8.6	Nahrungsmittel	84
8.7	Medizinische Verwendung	84
8.8	Kultur	85
9	Artenreichtum, Gefährdung und Naturschutz	86
9.1	Anzahl Arten weltweit, in den Alpen und in der Schweiz	87
9.2	Rote Liste der gefährdeten Arten	87
9.3	Schutz der Lebensräume und Kleinstandorte, Pflegemaßnahmen und Artenförderung	87
9.4	Luftverschmutzung, Eutrophierung	100
9.5	Aussterbeschuld und Aussterbeketten	101

Artporträts	103
Hinweise zu den Porträts	105

Begegnungen mit Flechten auf 52 Exkursionen	473
Hinweise zu den Exkursionen	474
Exkursionsausrüstung	475
Beobachten oder Sammeln?	475
Bestimmen	477
Datenzentrum Flechten	479

Anhang	573
Literatur	574
Dank	575
Glossar	577
Bildnachweis	579
Die Autor*innen	579
Sachregister	580
Register der deutschen Artnamen	582
Register der wissenschaftlichen Namen	587

A close-up photograph of a lichen growing on a dark, textured rock surface. The lichen consists of numerous small, rounded, lobed structures, each with a bright orange center and a lighter, yellowish-white outer edge. The rock surface is dark and appears to be made of a porous material, possibly volcanic rock. The lichen is densely packed in some areas and more sparse in others.

Biologie, Ökologie und Naturschutz der Flechten



1 Über dieses Buch



Flechten begegnet man überall: direkt vor der Haustüre, an Bäumen, auf dem Erdboden und an Gestein. Während einige mit ihren intensiven Farben von Weitem sichtbar sind und die Landschaft prägen können, sind andere sehr diskret und zeigen ihre Schönheit erst beim Blick durch die Lupe. Mit diesem Buch möchten wir die Flechten als attraktive Lebewesen in ihrer natürlichen Umgebung zeigen und interessante Aspekte ihrer Biologie vorstellen: Flechten als Überlebenskünstler an unwirtlichen Standorten und Flechten als Teamplayer. Ihre ökologischen Strategien, um Extremstandorte auf Berggipfeln oder in Borkenrissen alter Bäume zu besiedeln, regen zum Staunen an, oft auch etwas zum Kopfschütteln. Leider gibt es auch bei den Flechten in der Schweiz viele bedrohte Arten. Dabei könnten sie an ihren Standorten oft mit einfachen Massnahmen gefördert werden. Wir hoffen deshalb auch, dass Kenntnisse über die Biologie und Lebensraumansprüche von Flechten dazu beitragen, dass sie bei der Planung von Naturschutzprojekten, bei der Pflege von Lebensräumen, und generell in der Landschaft als farbliche Komponente des Alltags und wichtigen Teil der Biodiversität in Zukunft vermehrt berücksichtigt werden. Und selbstverständlich müssen dazu Flechten zuerst überhaupt wahrgenommen und ihre Artenvielfalt erahnt werden.

In einem ersten Teil wird die Biologie und Ökologie der Flechten vorgestellt. Wir geben Einblick in ausgewählte Aspekte der Morphologie und Biologie und hoffen damit, die Neugier für diese bisher wenig beachtete Gruppe von Lebewesen zu wecken. «Flechten der Schweiz» stellt deshalb eine persönliche Auswahl von Themen vor, um den Einstieg in die Welt der Flechten zu erleichtern und zu einer vertieften Beschäftigung mit dieser Organismengruppe anzuregen.

Im zweiten und umfangreichsten Teil des Buches werden 366 einheimische Arten mit Fotos, Verbreitungskarten und typischen Erkennungsmerkmalen, bevorzugten Lebensräumen, Gefährdung sowie Förderungs- und möglichen Schutzmassnahmen vorgestellt. Die Artporträts laden ein, sich jeden Tag mit einer ausgewählten Art zu beschäftigen. Wir empfehlen, zuerst Arten auszuwählen, welche auf den ersten Exkursionen vorgestellt werden, und nicht unbedingt dem Alphabet zu

folgen. → *Pleurosticta acetabulum* oder → *Xanthoria parietina* sind geeignetere Ausgangspunkte in die Formenvielfalt als die unter dem Buchstaben «A» porträtierten Kleinflechten.

Im dritten Teil schliesslich laden 52 Exkursionsvorschläge dazu ein, Flechten in der Schweiz selbst zu entdecken. Flechten können, im Gegensatz zu Blütenpflanzen beispielsweise, rund um das Jahr beobachtet werden. Die Jahreszeit schränkt einzig die Zugänglichkeit zu den Flechtenlebensräumen ein. Zunächst können ein paar einführende Exkursionen gemacht werden, an welchen einfach zu beobachtende Standorte und Arten vorgestellt werden. Die weiteren Exkursionen richten sich dann ungefähr nach der Kalenderwoche und der Erreichbarkeit und Zugänglichkeit der vorgeschlagenen Exkursionsorte. Verschiedene Exkursionsziele können auch aus Gründen des Naturschutzes nicht ganzjährig besucht werden.

Im Buch werden bewusst nur Arten und Merkmale vorgestellt, welche mit einer guten Lupe, aber ohne Mikroskop untersucht werden können. Das hat den Vorteil, dass man einfach mit den Beobachtungen beginnen kann. Mit einer gewissen Erfahrung können die vorgestellten Arten auch tatsächlich im Feld erkannt werden, für eine sichere Bestimmung müssen aber in vielen Fällen trotzdem noch mikroskopische Merkmale herangezogen und manchmal Flechtenstoffe mit aufwendigen Methoden bestimmt werden. Damit auch die weiteren in der Schweiz vorkommenden über 2000 Flechtenarten bestimmt werden können, muss in der Regel auf diese zusätzlichen Merkmale zurückgegriffen werden.

Wir verweisen deshalb im Literaturverzeichnis auf weiterführende Literatur, insbesondere auf Bestimmungsliteratur, aber auch auf Lehrbücher zur Flechtenbiologie und (wenn möglich) frei verfügbare Originalliteratur. In Teil 3 sind Hinweise auf die schweizerische Fachgesellschaft Bryologisch und auf SwissLichens, das nationale Daten- und Informationszentrums zur Dokumentation, Förderung und Erforschung der Schweizer Flechtenflora aufgeführt, auf deren Webseiten auch Einführungsveranstaltungen und Kurse für Interessierte ausgeschrieben werden.

Vorhergehende Doppelseite:
Caloplaca pseudofulgensia
wächst an einer Überhangsfläche einer Felswand.

< Die seltene *Acarospora heufleriana* wächst als parasitische Flechte auf der gelappten *Lecanora valesiaca*.



2 Biologie einer Symbiose

2.1 Flechten als ernährungsbiologische Gruppe der Pilze

Die Strauchflechte → *Evernia prunastri* erscheint auf den ersten Blick als einheitliches Gewächs. Erst bei genauerer Untersuchung mit einem Mikroskop entpuppen sich Flechten als ein zusammengesetztes Lebewesen (Abbildung 1). Flechten bestehen nämlich aus einer dauerhaften Verbindung eines Pilzes mit einer Alge oder einem Cyanobakterium. Dabei bildet der Pilzpartner, auch Mykobiont genannt, als sogenannter Exhantant die «Architektur» des Flechtenlagers und die als Fotobionten bezeichneten Algen oder Cyanobakterien (Box 2) bewohnen bestimmte Bereiche im Inneren dieses Lagers. Die beiden Partner oder Symbionten sind dabei durch dauernden Kontakt miteinander verbunden. In hoch entwickelten Blatt- und Strauchflechten bildet der Pilzpartner sogenannte Appressorien, kleine Flächen, mit welchen sich die Zellwand der Pilzhyphen an die Algenzellwand anheftet. Der gesamte Austausch von Wasser und Nährstoffen zwischen Pilz- und Algenpartner beschränkt sich auf diese punktförmigen Kontaktstellen (Honegger 1984).

Abbildung 1 zeigt links die Strauchflechte *Evernia prunastri* mit einem grau- bis grügelblichen, bandförmigen Lager. Das Bild rechts zeigt dieselbe Flechtenart, allerdings wurde das Lager in wassergesättigtem, gefrorenem Zustand in einem Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht. Im oberen Bildteil ist die dichte Oberrinde zu sehen, welche aus verklebten Pilzhyphen besteht. Darunter sind einzelne, kugelförmige Algenzellen an kurzen Fortsätzen der Pilzhyphen, den Appressorien, zu sehen. Die Algen werden von den Pilzhyphen unterhalb der Rinde in einer schmalen Schicht positioniert, in welcher genügend Licht

Abbildung 1 | Die Strauchflechte *Evernia prunastri* erscheint als einheitlicher Organismus (links). Die «Doppelnatur» als Symbioseorganismus ist erst bei mikroskopischer Vergrößerung zu sehen (rechts). Der fädige Pilzpartner bildet die Oberrinde, darunter bildet der Pilz punktförmige Kontaktstellen mit den einzelligen, kugligen Grünalgen. Auf den Pilzhyphen im lockeren Mark unterhalb der Algenschicht sind feine Kristallnadeln der Flechtenstoffe zu sehen, welche Pilzhyphen und Algen überziehen (REM-Aufnahme).



für die Fotosynthese der Algen durch die Rinde dringen kann.

Die Ausbildung der genannten Algenschicht ist nur möglich, weil die Vermehrung der Algen im Flechtenlager vom Pilz reguliert wird und neu entstehende Algenzellen vom Pilz im Flechtenlager präzise positioniert werden. Im linken Teil des REM-Bildes ist eine Gruppe von drei Algen sichtbar. Diese Gruppe ist dadurch entstanden, dass sich eine Zelle in vier Tochterzellen geteilt hat (eine Tochterzelle ist nicht sichtbar). Die Zellwand der Mutterzelle klebt noch stellenweise an der linken oberen Tochterzelle, ist aber durch das Wachstum der Tochter-

zellen aufgerissen worden. Eine Hyphe des Flechtenpilzes ist inzwischen zwischen die Tochterzellen gewachsen und wird diese nun in der Algenschicht korrekt positionieren, sodass sie Teil der Algenschicht werden und nicht einen ungeordneten Haufen innerhalb des Flechtenlagers bilden.

Eine solche dauerhafte Verbindung zwischen unterschiedlichen Organismen wird als Symbiose bezeichnet. Weil im Falle der Flechten die beiden Symbionten voneinander profitieren, spricht man von einer mutualistischen Symbiose (siehe Box 1: Lifestyles der Pilze).

Box 1: Lifestyles der Pilze

Pilze sind heterotrophe Organismen, sind also wie Tiere auf die Aufnahme von organischer Nahrung angewiesen. Organische Nahrung dient Pilzen sowohl als Energielieferant als auch zum Aufbau des vegetativen Pilzlagers und der Fruchtkörper. Pilze haben die unterschiedlichsten Lifestyles entwickelt, wie sie sich diese Nährstoffe beschaffen: Saprophytisch lebende Pilze leben vom Abbau von totem organischem Material und gedeihen beispielsweise auf abgestorbenen Pflanzenteilen. Parasitische Pilze leben auf der Oberfläche oder häufiger im Gewebe von lebenden Wirtsorganismen in langwährenden, evtl. langwierigen Beziehungen. Die Vitalität des Wirtes wird durch den parasitischen Pilz in unterschiedlichem Ausmass reduziert, oft auf Kosten des Reproduktionserfolges der Wirtspflanze. In komplexen Ökosystemen kommt es aber auch vor, dass ein parasitischer Pilz nicht nur den Samenansatz seiner Wirtspflanze reduziert, sondern ebenfalls die Attraktivität der Pflanze gegenüber seiner Fressfeinde negativ beeinflusst, sodass schliesslich parasitierte Pflanzen sogar einen höheren Samenansatz aufweisen als nicht-parasitierte. Der Pilzbefall hat in solchen Fällen eine Schutzwirkung gegenüber Fressfeinden, die sich natürlich nur dann auswirken kann, wenn Fressfeinde in der Umgebung auch effektiv vorhanden sind. In solchen Situationen verschiebt sich die negative, parasitische Auswirkung des Pilzbefalls zu einer positiven, sogenannt mutualistischen Wirkung, bei welcher sowohl Wirtspflanze als auch der darauf wachsende Pilz gefördert werden. Der berühmte Mykologe Anton De Bary hat unter dem Begriff Symbiose sowohl den Parasitismus als auch den Mutualismus zusammengefasst. In einer bestimmten Umgebung profitiert in einer parasitischen Interaktion der Parasit auf Kosten des Wirtes. In einer mutualistischen Interaktion profitieren beide Partner voneinander, indem sie unterschiedliche Leistungen für das gemeinsame Wohl erbringen.

Die mutualistische Symbiose macht es möglich, dass der heterotroph lebende Pilzpartner dank des Fotobionten mit organischer Nahrung versorgt wird und das Flechtenlager dadurch zu einem autotrophen Lebewesen respektive zu einem Primärproduzenten wird, so wie es auch grüne Pflanzen sind.

Ist der Flechtenpilz zudem mit einem Cyanobakterium vergesellschaftet, kann die Flechte nicht nur bezüglich C-Stoffwechsel autotroph werden, sondern sie ist dank der Fähigkeit der Cyanobakterien, Luftstickstoff zu assimilieren, auch bezüglich ihrer Stickstoff-Versorgung autotroph.

Soweit das «Grobkonzept» der Flechten. In den letzten Jahrzehnten wurden aber zahlreiche weitere Mikroorganismen in Flechtenlagern nachgewiesen, die unter anderem eine wichtige Rolle in der Versorgung mit Stickstoff und Vitaminen spielen (Grimm et al. 2021). Flechten verbindet mit den anderen Lifestyles eine gemeinsame stammesgeschichtliche Abstammung. Flechten gehören systematisch nicht etwa zu den Pflanzen, sondern ins Pilzreich und können vollständig in das System der Pilze integriert werden (Kapitel 6). Im Gegensatz zu den anderen Lifestyles spielt bei den Flechten wegen ihrer mutualistischen Symbiose das Flechtenlager eine zentrale Bedeutung. Währenddem das vegetative Geflecht der Pilze bei den anderen Lifestyles im Substrat verborgen lebt und meist nur die Fruchtkörper der Pilze sichtbar sind, bildet das Flechtenlager an der Oberfläche von Gestein, Erde, Holz oder Borke gut sichtbare Überzüge. Das vegetative Flechtenlager ist nämlich das Organ, in welchem Fotosynthese ermöglicht wird, das Wasser und Nährstoffe aufnehmen muss und auf welchem die Organe zur Vermehrung und Ausbreitung der Symbionten gebildet werden. Zum Lifestyle der Flechten gehört aber auch, dass sich das Lager an eine mehrjährige Entwicklung angepasst hat. Sonnenlicht als Energiequelle ist über Jahre bis Jahrhunderte an den typischen Flechtenstandorten gleichbleibend vorhanden und begünstigt die Investition in mehrjährige Strukturen. Tatsächlich können Flechtenlager viele Jahrhunderte alt werden, vor allem an Felsflächen. Die damit verbundenen ökologischen Strategien kompetitiver und stresstoleranter Arten führt dazu, dass vor allem auch Investitionen in die Abwehr von Fressfeinden zielführend sind und Flechten als Überlebenskünstler ermöglichen, einmal besiedelte Standorte langfristig zu halten.

Im Folgenden stellen wir die Biologie der Flechten und ihre ökologischen Strategien vor allem unter dem Blickwinkel vor, dass Massnahmen im Naturschutz und zur Förderung der Flechten verstanden werden können. Aus dem gesamten Fachgebiet der Flechtenkunde, der sogenannten Lichenologie, stellen wir deshalb nur ausgewählte, unten aufgelistete Aspekte vor. Ein umfassender Überblick ist in Nash (2008) und Upreti et al. (2015) zu finden. In dieser Einleitung wird etwas eingehender auf die folgenden Punkte eingegangen werden:

- Flechtenstoffe: Schutzstrategien des Flechtenlagers vor Fressfeinden und Konkurrenten.
- Wuchsformen des Lagers: Dem Flechtenlager kommt die Aufgabe zu, Strukturen auszubilden, in welchen die einzelligen Fotobionten optimal Fotosynthese betreiben können. Dazu gehören Lichtexposition und Gasaustausch im Flechtenlager. Nach der Wuchsform lassen sich grob Krustenflechten, Blatt- und Strauchflechten unterscheiden, wobei sich alle Formen noch weiter unterteilen lassen. Die Wuchsformen sind im Laufe der Evolution der Flechten mehrfach unabhängig voneinander entstanden – Arten mit vergleichbarer Wuchsform sind deshalb nicht zwingend nahe miteinander verwandt. Flechten mit gleicher Wuchsform teilen aber oft ähnliche Standortansprüche.
- Wechselfeuchte Lebensweise: Flechten verfügen weder über einen Verdunstungsschutz noch über Wurzeln, um ihren Wasserhaushalt während Trockenzeiten konstant zu halten. Weil Flechten wechselfeuchte Lebewesen sind, unterliegen sie deshalb stark wechselnden Wassergehalten. Wenn sie genügend durchfeuchtet sind, sind Flechten physiologisch aktiv. Trocknen sie aus, verfallen sie aber in einen scheinbaren Zustand. In diesem «Dornröschenschlaf» können sie aber extreme Temperaturen überdauern. Bei Wiederbefeuchtung erwachen sie innerhalb von Sekunden aus der Trockenstarre und setzen ihre physiologischen Aktivitäten fort. Der anatomische Aufbau des Flechtenlagers muss an diesen raschen Wechsel des Wassergehaltes angepasst sein und das Flechtenlager muss in der Lage sein, Wasser und mineralische Nährstoffe aus der Umgebung aufzunehmen und in geeigneter Form auch an die Symbionten weiterzugeben.
- Vermehrungs- und Ausbreitungsstrategien bei Flechten: Bei der Vermehrung von mutualistischen Symbiosen müssen die Partner koordiniert ausgebreitet werden. Flechten haben dafür erstaunliche und sehr erfolgreiche Strategien entwickelt.

Box 2: Fotobionten

Weil die meisten Fotobionten nur mikroskopisch untersucht werden können, stellen wir die einzelnen Gruppen lediglich kurz vor und verweisen auf die zitierte Literatur und auf das Übersichtswerk von Ettl und Gärtner (1995).

Prokaryotische Cyanobakterien (Rikkinen 2017) können als alleinige Fotobionten in den sogenannten Blaualgenflechten vorkommen. Weil Cyanobakterien für die physiologische Reaktivierung aus der Trockenstarre auf flüssiges Wasser angewiesen sind, kommen Blaualgenflechten bevorzugt an Stellen mit verlängerter Wasserverfügbarkeit vor. Dazu gehören moosbedeckte Fels- und Stammseiten sowie Tintenstriche und Abflussrinnen auf Felsflächen. Die Gruppe der tripartiten Flechte ist zwar hauptsächlich mit einer Grünalge vergesellschaftet, der Flechtenpilz ist aber in speziellen Warzen, den Cephalodien, zusätzlich mit Cyanobakterien vergesellschaftet. Zu diesen tripartiten Flechten gehören zum Beispiel die Flechtengattungen *Amygdalaria*, → *Lobaria*, → *Nephroma*, → *Placopsis*, → *Peltigera*, → *Psoroma*, → *Solorina* und → *Stereocaulon*. Zu den wichtigsten flechtenbildenden Cyanobakterien zählen die zur Stickstoffassimilation befähigten Gattungen *Nostoc* (Abbildung 2), *Stigonema* und *Scytonema*. Weitere Gattungen, welche vor allem bei kleinen Blaualgenflechten vorkommen, unter anderem *Gloeocapsa*, *Chroococcus* und *Chroococcidiopsis*, werden in der Flechtenbestimmungsliteratur auch als chroococcoid bezeichnet (Ahti et al. 2007).

Einzellige und fädige Grünalgen sind als Fotobionten mit der überwiegenden Mehrheit der Flechtenpilze vergesellschaftet. Wir nennen hier nur ein paar ausgewählte Gattungen. Eine vollständige Übersicht der Fotobionten ist in Sanders und Masumoto (2021) zusammengefasst.

Asterochloris ist eine einzellige, kugelige Alge, von welcher sexuelle und ungeschlechtliche Vermehrung bekannt ist. Sie ist der Fotobiont in vielen Arten der Gattungen → *Cladonia* und → *Stereocaulon*, aber auch von Krustenflechten.

Myrmecia ist eine einzellige kugelige Grünalge, welche entweder freilebend oder als Fotobiont in erdbewohnenden Blatt- und Krustenflechten wie → *Lobaria linita* und → *Psora decipiens* vorkommt.

Trebouxia ist eine einzellige, kugelige Grünalge. Die Gattung gilt in vielen Flechtenhabitaten als wichtigster Fotobiont der Flechten. Trevor Goward fasst die Flechten als diejenige Gruppe der Pilze auf, welche Landwirtschaft betreiben (Goward 1994). Unter diesem Gesichtspunkt können die Arten der Gattung *Trebouxia* als wichtigste Nutzpflanzen der pilzlichen Landwirte angesehen werden. Die Arten der Gattung können in hoher Populationsdichte in den Flechtenlagern gefunden werden. Inwieweit *Trebouxia* aber auch ausserhalb der Flechten stabile Populationen bilden kann, ist weiterhin eine offene Forschungsfrage. Mit detaillierten mikroskopischen Untersuchungen und genetischen Nachweismethoden kann *Trebouxia* zwar auch ausserhalb von Flechten nachgewiesen werden. In diesem sogenannten aposymbiotischen Zustand scheinen aber immer nur wenige Zellen vorzukommen und es ist unklar, ob diese Vorkommen längerfristig überleben können oder ob sie z. B. aus vegetativen, symbiotischen Ausbreitungseinheiten von Flechten stammen, bei welchen der Pilzpartner nicht überlebt hat und auch die Alge nur vorübergehend ohne Pilzpartner überleben kann. Solche freilebenden Algenzellen wären dann eine mögliche Quelle als Fotobiont für keimende Sporen von Flechtenpilzen. Keimende Pilzsporen von Flechten können zwar für kurze Zeit entweder als Saprophyten oder als Parasiten wachsen, bevor sie aber mit der Bildung eines Flechtenlagers beginnen können, müssen sie mit einem kompatiblen Fotobionten eine mutualistische Symbiose eingehen. In intakten Flechtenlagern können sich Zellen von *Trebouxia* nur ungeschlechtlich vermehren. Die Frage, inwieweit sich Arten dieser Gattung in absterbenden Flechten oder vegetativen Ausbreitungseinheiten allenfalls geschlechtlich vermehren können, ist noch weitgehend offen. Jedenfalls scheint bei dieser Gattung das gesamte Leben viel stärker auf das Leben als Flechtensymbiont fokussiert

zu sein als bei den anderen wichtigen Gattungen *Asterochloris* und *Trentepohlia*. Die Gattung *Trebouxia* ist Fotobiont in vielen Krusten-, Blatt- und Strauchflechten auf Borke und Gestein. Dazu gehören die auffälligen Gattungen → *Anaptychia*, → *Bryoria*, → *Evernia*, → *Parmelia* und → *Xanthoria*, aber auch → *Acarospora*, → *Caloplaca*, → *Lecidella*, → *Lecanora* und → *Rhizocarpon*.

Coccomyxa sind kugelige bis ellipsoide, einzellige Grünalgen. Die Gattung kommt oft freilebend in terrestrischer und aquatischer Umgebung vor. Sie ist Fotobiont in erdbewohnenden Krusten- und Blattflechten und bevorzugt Gebiete mit kühlem Klima. Die Gattung kommt in → *Dibaeis baeomyces*, → *Icmadophila ericetorum*, → *Nephroma expallidum* und → *Peltigera aphthosa*, aber auch in lichenisiereten Basidiomyceten der Gattung *Lichenomphalia* vor.

Symbiochloris sind kugelige, einzellige Algen. Die Gattung ist Fotobiont von → *Lobaria pulmonaria*, → *Ricasolia amplissima* und der regional ausgestorbenen *R. virens*. Freilebende Vorkommen des Fotobionten der genannten Arten sind nicht bekannt.

Trentepohlia ist eine fädige Grünalge, die oft auffällige orange Kolonien auf Gestein und an Borke bildet (Abbildung 2). Sie ist Fotobiont in vielen, an lichtarme Lebensräume mit erhöhter Luftfeuchtigkeit angepassten Krustenflechten auf Erde, Borke und Gestein, beispielsweise in den Gattungen → *Arthonia*, → *Bactrospora*, → *Coniocarpon*, → *Graphis*, → *Gyalecta* und → *Ramonia*.



Abbildung 2 | Perlschnurartige Kolonie von *Nostoc* sp. im Lager der Gallertflechte *Collema nigrescens* (links, REM-Aufnahme). Freilebende Kolonie von *Trentepohlia* sp. an einer absonnigen Kalkfelswand in luftfeuchter Lage (rechts).

Das Leben im Flechtenlager hat für die Fotobionten wesentliche Auswirkungen. Der Pilzpartner reguliert in den meisten Flechten die Wasser- und Nährstoffversorgung der Fotobionten und bestimmt die Lage der Fotobionten im Flechtenlager. Zudem nimmt er auch Einfluss auf das Wachstum, das Aussehen und die Zellteilung der Fotobionten. Es ist deshalb oft schwierig, die Fotobionten im Flechtenlager mikroskopisch systematischen Gruppen zuzuordnen. Eine Bestimmung auf Gattungs- oder sogar Art-Ebene ist darum mikroskopisch nur an Kulturen von isolierten Algen möglich. Heutzutage können die Algen mithilfe von genetischen Markern oft einfacher bestimmt werden.

Fotobionten können aber auch eindeutig vom Leben im Flechtenlager profitieren. Die Versorgung mit Wasser und mineralischen Nährstoffen wird weitgehend vom Pilzpartner übernommen. Auch die Versorgung mit CO₂ für die Fotosynthese wird durch den komplexen Aufbau des Flechtenlagers unterstützt, weil der CO₂-Transport zu den Algen durch hohen Diffusionswiderstand in wassergesättigter Umgebung stark beeinträchtigt ist. Hier ermöglicht der geschichtete Aufbau des Flechtenlagers eine optimale CO₂-Versorgung bei gleichzeitiger Versorgung mit Wasser, Licht und Nährstoffen (Abbildung 1). Zudem werden die Fotobionten im Flechtenlager durch die vom Pilz gebildeten Flechtenstoffe vor Fressfeinden geschützt. Weiter stellt die symbiotische Lebensweise einen wesentlichen Vorteil für die Ausbreitung der Algen dar. Durch die vegetativen Ausbreitungseinheiten von Flechten wie Isidien und Soredien werden auch die Algen im Raum ausgebreitet. Einerseits können sich aus diesen Ausbreitungseinheiten wieder Flechtenlager bilden, andererseits können die so ausgebreiteten Algen auch von keimenden Ascosporen anderer Flechtenpilze für die Lichenisierung verwendet werden.

Fotobionten knüpfen deshalb Beziehungsnetze zwischen Arten in Flechtengemeinschaften. Solche von Fotobionten geschaffene Gilden sind von verschiedenen Algengruppen bekannt. Dabei stehen die sich vegetativ ausbreitenden Flechten im Zentrum der Gilde, weil sie die Fotobionten auch für Flechtenarten ausbreiten, bei welchen sich nur die Pilzpartner durch Sporen vermehren können. Innerhalb der Gattung *Trebouxia* gibt es mehrere Arten, welche komplexe Gilden entweder an nährstoffbeeinflussten oder sehr sauren Borken bilden. Weiter sind Gilden von mehreren Gruppen der Cyanobakterien bekannt. Von der einzelligen Grünalge *Symbiochloris reticulata* ist die Gildenstruktur zwischen → *Lobaria pulmonaria*, → *Ricasolia amplissima* und → *R. virens* bekannt und spielt eine wichtige Rolle in der Naturschutzbiologie dieser Arten (siehe Kapitel 9.5).

2.2 Flechtenstoffe: Schutzstrategien vor Fressfeinden und Konkurrenten

Die meist mehrjährigen, oft weit über 100 Jahre alt werdenden Flechtenlager gehören als Primärproduzenten an ihren meist unwirtlichen Lebensräumen mengenmäßig oft zu den üppigsten Nahrungsquellen für Herbivoren. Um sich wenigstens teilweise vor Fressfeinden zu schützen, haben Flechten deshalb sehr unterschiedliche Strategien entwickelt. Die Ausbildung von schützenden Rinden und dicken Schichten aus abgestorbenen Lagerteilen stellen einen wirksamen mechanischen Schutz vor Herbivoren dar, schützen das Flechtenlager aber auch vor Witterungseinflüssen an Extremstandorten, wie etwa Windschliff. Viel spezifischer wirken aber sekundäre Stoffwechselprodukte, welche oft an zu schützenden Strukturen im Flechtenlager angelagert werden. Solche antiherbivoren Substanzen werden selten von Fotobionten gebildet, beispielsweise Cyanotoxine in Flechten, welche mit Cyanobakterien vergesellschaftet sind. Bei den meisten Flechten sind es aber die Pilzpartner, die eine grosse Vielfalt an aktiven Substanzen produzieren, die als Flechtenstoffe bezeichnet werden. Bislang sind mehr als 1000 Flechtenstoffe bekannt (Huneck und Yoshimura 1996). Sie gehören zu verschiedenen Gruppen wie Anthrachinone, Dibenzofurane, Depside, Depsidone, Depsone, γ -Lactone und Pulvinsäurederivate.

Viele Flechtenstoffe sind farblos, andere sind aber oft charakteristisch gefärbt und geben Flechten ihre unverkennbare Färbung. So kann an der grüngelblichen bis gelblichgrünen Farbe oft der Flechtenstoff Usninsäure

vermutet werden, oder orange Farben sind oft auf Anthrachinone zurückzuführen. Leuchtend gelbe Färbung können von Anthrachinonen oder Pulvinsäurederivaten stammen (Abbildung 3). Weil Flechtenarten häufig konstante Kombinationen von Flechtenstoffen aufweisen, können sie auch zur Bestimmung beigezogen werden. Angaben zur Identifikation von Flechtenstoffen sind in der Bestimmungsliteratur aufgeführt.

Flechtenstoffe üben eine Vielzahl biologischer Aktivitäten aus, darunter antibiotische, antimykobakterielle, antivirale, entzündungshemmende, schmerzstillende, fiebersenkende, antiproliferative und zytotoxische Wirkungen. Damit sich Flechten gegenüber ihren Konkurrenten am Standort durchsetzen können, verfügen 50 % aller Flechten dank ihrer Flechtenstoffe über antibiotische Eigenschaften. So wurde beispielsweise eine antimykotische Aktivität für das Anthrachinon Parietin bei *Xanthoria parietina* nachgewiesen. Schliesslich haben zahlreiche Flechtenstoffe eine ausgewiesene anti-herbivore-Aktivität. In den meisten Flechtenarten kommen mehrere Flechtenstoffe gleichzeitig vor, allerdings nicht alle am selben Ort. Einzelne sind in der Rinde und andere im Inneren des Lagers an Markhyphen lokalisiert.

Abbildung 3 | Die parasitische Flechte *Caloplaca grimmiae* bildet orange Anthrachinone auf den Fruchtkörpern. Die parasitierten, dottergelben Lager von *Candelariella vitellina* produzieren Pulvinsäurederivate im Flechtenlager.



