Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges. **62** (2001): 411-436

Verbreitungsmuster und Dynamik der Wiederausbreitung von Bartflechten der Gattungen *Usnea* und *Bryoria* im Spessart

von

Rainer Wirth, Kaiserslautern, **Herbert Kirsch**, Frammersbach
und **Burkhard Büdel**, Kaiserslautern

Einleitung

Durch ihre enge ökologische Plastizität und einer hohen Sensitivität insbesondere gegenüber atmosphärischen Verschmutzungen haben die Populationen vieler epiphytischer Flechtenarten eine drastische Reduktion ihrer Abundanzen und Areale erfahren. Dieser Rückgang wird seit über 100 Jahren dokumentiert (NYLANDER 1866, SERNANDER 1926) und konnte in zahllosen Arbeiten auf die anthropogenen Veränderungen seit Beginn der Industrialisierung zurückgeführt werden (z. B. BARKMAN 1958, HAWKSWORTH & ROSE 1970, DE WIT 1976, TÜRK & WIRTH 1975).

Seit einigen Jahren wird jedoch auch eine zunehmende Ausbreitung von Arten festgestellt, die sich vornehmlich als Reinvasion in Ballungsräume mit abnehmenden Schadstoffkonzentrationen vollzieht (z. B. KANDLER & POELT 1984, RABE & WIEGEL 1985, ROSE & HAWKSWORTH 1981, HAWKSWORTH & MCMANUS 1989, SEAWARD & LETROUIT-GALINOU 1991, SHOWMAN 1998). Aufgrund der mangelhaften Dokumentation historischer Daten sind Untersuchungen der Populationsdynamik in Reinluftgebieten dabei ebenso vernachlässigt worden wie die Analyse ökologischer Faktoren und Verbreitungsmuster.

Gegenstand dieser Untersuchung sind die Gattungen *Usnea* und *Bryoria*, die zusammen mit der Gattung *Alectoria* die Gruppe der Bartflechten bilden. In der Mehrzahl neuerer flechtenkundlicher Arbeiten wurde die rezente Entwicklung der

---

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. Burkhard Büdel, Dr. Rainer Wirth, Allgemeine Botanik, Universität Kaiserslautern, Erwin-Schrödinger Straße, D-67663 Kaiserslautern; Herbert Kirsch, Waldschloßstraße 42, D-97833 Frammersbach

Bartflechtenvegetation in Deutschland regelmäßig als drastische Reduktion gegenüber den ehemaligen Verbreitungsgebieten betrachtet (z. B. MACHER & STEUBING 1984, SCHINDLER & BIBINGER 1987, JOHN 1990, WIRTH 1995b, SCHÖLLER 1997, HEIBEL et al. 1999). Diese Beurteilung bezieht sich im Wesentlichen auf den Vergleich mit der Situation vor den durch Industrialisierung bedingten Folgeschäden. Obwohl Wiederbesiedlungstendenzen in ehemals gestörten oder luftverschmutzten Gebieten durch die seit Mitte der Achzigerjahre erzielte Verbesserung der Luftreinheit für viele Flechtenarten dokumentiert wurden (s. o.), gab es arealkundliche, kartographisch gestützte Langzeituntersuchungen für Bartflechten in diesem Zeitraum unseres Wissens nur in Großbritannien (SEAWARD 1997, PURVIS 2000). In Deutschland hingegen liegen Hinweise für eine Reinvasion von Bartflechten bisher lediglich für das Ruhrgebiet vor (HEIBEL et al. 1999, Daten nicht gezeigt).

Die Gefährdungssituation wird für die meisten Bartflechtenarten noch immer als dramatisch betrachtet (WIRTH 1976, 1995b; WIRTH et al. 1996). Hinsichtlich der Ursachen für diese Verarmung wurden zwei Einflüsse vorrangig diskutiert. Zum einen wurde der zunehmenden Belastung der Luft durch Immissionen eine wichtige Rolle zugeschrieben (WIRTH 1976, RITSCHEL 1977), da die Usneen in vielen immissionsökologisch oder ökophysiologisch orientierten Arbeiten als Extrembeispiel für Reinluft benötigende Organismen gehandelt wurden (s. HAWKSWORTH & ROSE 1970, DE WIT 1976, TÜRK & WIRTH 1975). Die zweite Ursache für den Prozeß der Verarmung der *Usnea*- und *Bryoria*-Flora und -Vegetation ist in der Entwicklung unserer Wälder zu suchen, deren Struktur und Binnenklima durch die Intensivierung der Forstwirtschaft, durch den Bau von Straßen und Wegen und durch die negative Selektion auf unwirtschaftliche alte Bäume zunehmend verändert wird (WIRTH 1974, 1976, 1978).

Motivation für vorliegende Untersuchung war die von den Autoren beobachtete Wiederausbreitung einiger Arten im Hochspessart seit Beginn der Neunzigerjahre. Fundament der Arbeit sind systematisch erhobene arealkundliche und ökologische Daten für die Gattung *Usnea* im Sommer und Herbst 1991. Dieses Material konnte darüber hinaus bis 1995 mit weiteren stichprobenartig erhaltenen Fundortsangaben zu *Usnea* spec. sowie zu *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) im gesamten Spessartgebiet ergänzt werden.

Im einzelnen waren folgende Aspekte Gegenstand der Untersuchungen: (1) floristische und arealkundliche Kartierung der Gattungen *Usnea* und *Bryoria* im Hochspessart, (2) Identifikation und Analyse des Bartflechtenverbreitungsmusters, (3) Verbreitung und Häufigkeit des Vorkommens der Arten im Hinblick auf die rezent-historische Dynamik der Populationen, (4) ökologische Erfassung standörtlicher und trägerbezogener Charakteristika, (5) Diskussion der populationsdynamischen Veränderungen unter besonderer Berücksichtigung der Waldbestandesstruktur sowie der Luftschadstoffsituation.

Methoden

Untersuchungsgebiet, Klima und Vegetation

Das Kerngebiet der Untersuchungen lag grenzübergreifend in den Bundesländern Hessen und Bayern im nördlichen Bereich des Hochspessarts. Es umfaßte eine Fläche von 659.7 km^2, der das Areal von folgenden 5 Topographischen Karten (TK 25) zugrunde liegt: Nr. 5821-Bieber, 5822-Wiesen (HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1986, 1988), 5921-Schöllkrippen, 5922-Frammersbach, 5923-Rieneck (BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1983a, 1987a, 1983b). Außerhalb dieses Gebietes wurden sowohl im Norden (TK 5722-Salmünster; HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1987), als auch im Süden (TK 6122-Bischbrunn und TK 6022-Rothenbuch; BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT 1982, 1981) stichprobenartig weitere Erhebungen durchgeführt.

Der Spessart gehört landschaftlich zum süddeutschen Schichtstufenland. Er bildet, zusammen mit dem Odenwald, die NNE-SSW-verlaufende Schichtstufe des Buntsandsteins. Das Gebiet ist der kollinen und submontanen Stufe zuzuordnen (vgl. MOLLENHAUER 1984, ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG in der ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG 1985).

Das Klima im Hochspessart ist vor allem von Luftmassen aus südwestlicher bis westlicher Richtung geprägt. Das Gebiet liegt im Übergangsbereich zwischen subatlantisch und subkontinental getöntem Klima. Die Niederschlagsmengen sind im Gebiet ungleich verteilt. Infolge der allmählichen Massenerhebung von West nach Ost ist der zentrale Hochspessart mit 1000 mm und mehr gegenüber dem Abfall zum Vorspessart und den Leelagen im Maintal mit ca. 600 - 700 mm Jahresniederschlag regenreich (vergleiche BRD-Durchschnitt: 771 mm). Die mittlere Zahl der Nebeltage im Jahr (ein für den epiphytischen Flechtenbewuchs und insbesondere für die Bartflechten entscheidender Faktor) liegen im Hochspessart bei 80 Tagen/Jahr, während beispielsweise für das am westlichen Rand liegende Aschaffenburg 40 Tage verzeichnet sind (Deutscher Wetterdienst 1952, 1950).

Die vorherrschende natürliche Waldgesellschaft des Buntsandsteinspessart ist das *Luzulo-Fagetum* mit *Quercus* (ARBEITSKREIS STANDORTKARTIERUNG DER ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG 1985). Bis in die 60iger Jahre hinein fand im Spessart ein Ausbau der Nadelholzanteile statt. Damit einhergehend unterschieden sich Zielsetzungen und Methoden der forstbaulichen Praxis nicht unwesentlich von den heutigen, seit etwa 1970 angewandten (Ltd FD Fleder Oberforstdirektion Würzburg, pers. Komm.). Einzelne Maßnahmen werden im Diskussionsteil dieser Arbeit besprochen.

Geländearbeit und Aufnahmemethoden

Im Vorfeld jeder Begehung wurde anhand der TK 25 eine Wegstrecke ausgewählt. Die tatsächlich zurückgelegte Wegstrecke wurde direkt in der topographischen

Karte markiert (vgl. z. B. SAUER 1978). Wenn möglich wurde sowohl die Bartflechtenvegetation des Stamm- als auch des Kronenraums inspiziert. In Einzelfällen wurden Bäume erklettert; weiterhin dienten aber auch Funde an gefällten Bäumen oder abgebrochenen Ästen als Kontrolle. Soweit es die Verhältnisse am Standort ermöglichten und die Entnahme nicht in unverantwortlichem Maße zur Dezimierung der vorgefundenen Populationen beitrug, wurde versucht jeden Fundort durch Belegproben zu sichern (Herbarien der Uni Würzburg, des Senckenberg-Institutes (Lochmühle bei Biebergemünd), sowie Privatherbare der Verfasser). Die Entnahme der Flechtenbelege konnte mit Hilfe einer Teleskopstange bis in Höhen von 7 bis 8 m erfolgen. Die Identifikation der Arten erfolgte im Rahmen umfangreicher anatomisch-morphologischer und chemotaxonomischer Untersuchungen (WIRTH 1992). Die Nomenklatur erfolgte nach WIRTH (1995a). Zur Untersuchung ökologischer Parameter im Hinblick auf Substrat- und Habitatansprüche der Arten, wurden die angetroffenen Standortsverhältnisse mit Hilfe vorgefertigter Formblätter protokolliert. Das Baumalter der Phorophyten wurde in Kategorien geschätzt und anhand von Nutzungskarten der Forstbehörden überprüft.

Verbreitungskarten

Zur Darstellung der Flechtenverbreitung wurde die in der Arealkunde häufig gebräuchliche Punktrastermethode angewandt (vgl. z. B. HEUPLER 1974). Die Grundeinheit der Punktdarstellung ist dabei der Meßtischblattquadrant (MTB-Quadrant; Topographische Karte 1:25000) mit einer Fläche von 5 × 6 km. Für die vorliegende Arbeit wurde das Untersuchungsgebiet ebenfalls nach Maßgabe des Meßtischblattnetzes unterteilt. Zur Bearbeitung und Darstellung wurde jedes Meßtischblatt in 16 Grundfelder à 2.5 × 3 km unterteilt (4 Quadranten je MTB-Quadrant). Jedes der 16 Grundfelder eines MTB wurde mindestens einmal aufgesucht. Während die Darstellung auf MTB-Quadranten-Basis lediglich das Auftreten oder Nicht-Auftreten einer Art registriert, gewinnt man mit dieser kleinräumigeren Darstellungsweise zusätzliche Informationen über die Frequenz eines Taxons. Die Verbreitung der Arten kann ohne Schwierigkeiten in der für überregionale Kartierungsunternehmen gebräuchlichen Punktrasterdarstellung auf MTB-Quadranten-Basis dokumentiert und beispielsweise in die Arealkarten für Deutschland übertragen werden.

Zur Angabe von Häufigkeiten wurden folgende Kategorien einer 5 Stufen umfassenden Skala verwendet: sehr selten – recht selten – zerstreut – recht häufig – sehr häufig (vgl. WILMANNS 1962). Als sehr selten werden Arten bezeichnet, die im gesamten Untersuchungsgebiet nur ein- bis dreimal gefunden wurden; sehr häufig sind solche Arten, die in jedem Meßtischblatt vorkommen (vgl. RITSCHEL 1977).

Die der Arbeit zugrundeliegenden Kernkartierung wurde 1991 in den oben genannten Meßtischblättern durchgeführt und wird nachfolgend als 1992er Bearbeitungsstand bezeichnet. Alle weiteren stichprobenartigen Erhebungen im gesamten Gebiet des Spessarts erfolgten zwischen 1985 und 1995 und werden als Bearbeitungsstand 1995 präsentiert.

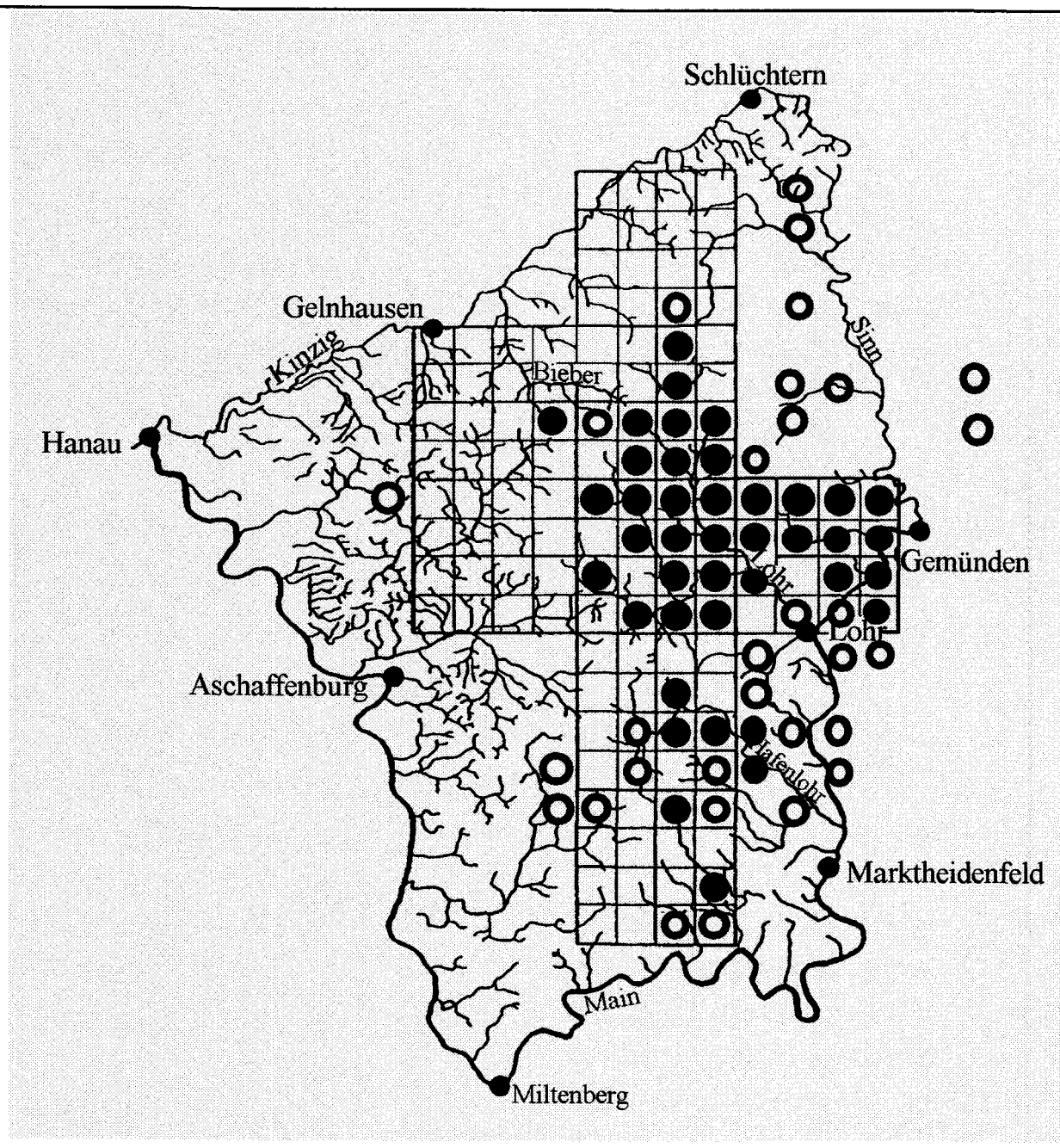

Abb. 1: Verbreitung von *Usnea filipendula* im Spessart. Punkte repräsentieren den Bearbeitungsstand 1992 im Kerngebiet der Untersuchungen; offene Symbole entsprechen Nachweisen bis 1995.

Resultate

Vorkommen und Verbreitung

Insgesamt konnten im Untersuchungsgebiet 6 *Usnea*-Arten und eine *Bryoria*-Art nachgewiesen werden. *U. glabrescens* ist für den Spessart als Neufund zu bewerten, *U. fulvoreagens* und *B. fuscescens* galten seit BEHR (1957) als ausgestorben.

Die Rasterkarten (Abb. 1 - 7) dokumentieren die Verbreitung der in den Jahren 1991/92 gefundenen Arten auf Grundlage der modifizierten MTB-Quadranten-Methode. Darüber hinaus sind Fundorte dargestellt, die bis ins Jahr 1995 als Ergebnisse nicht systematisierter Erhebungen registriert wurden. Häufigkeit und Verbreitung der Arten im einzelnen:

– *Usnea filipendula*

Zerstreut bis stellenweise häufig. Insgesamt wurde diese Art in 72 MTB-Viertel-Quadranten verzeichnet (Abb. 1). Schwerpunkte des Vorkommens befinden sich insbesondere im Gebiet der Blätter 5922-Frammersbach und 5923-Rieneck, wo der überwiegende Teil der 16 Grundfelder eines Blattes mit Fundorten belegt ist. Westlich der MTB 5822-Wiesen und 5922-Frammersbach wurden nur noch einzelne Fundorte registriert.

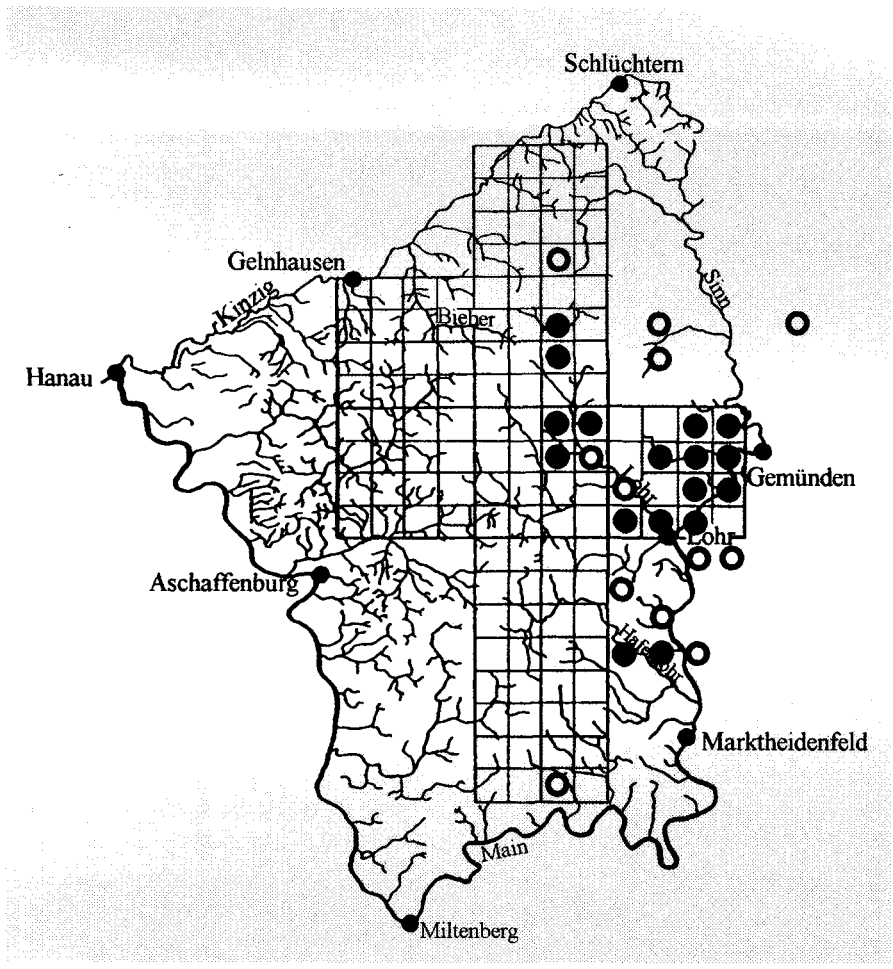

Abb. 2: Verbreitung von *Usnea florida* im Spessart. Geschlossene Symbole repräsentieren den Bearbeitungsstand 1992 im Kerngebiet der Untersuchungen; offene Symbole entsprechen Nachweisen bis 1995.

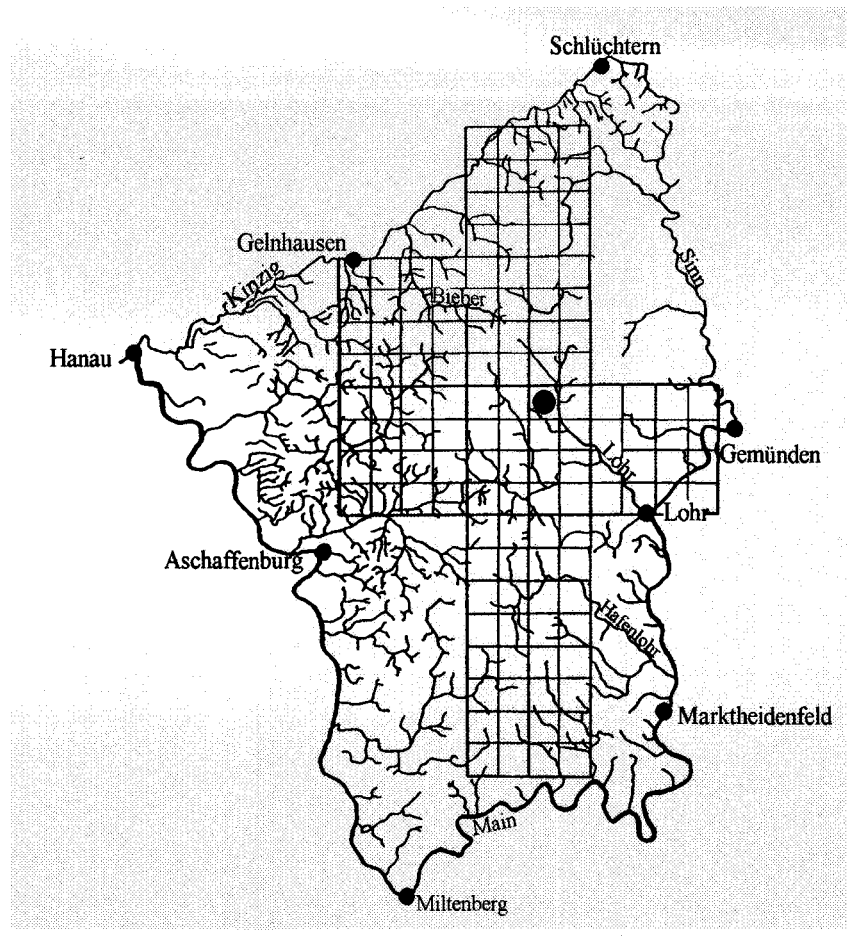

Abb. 3: Verbreitung von *Usnea fulvoreagens* im Spessart (Bearbeitungsstand 1992).

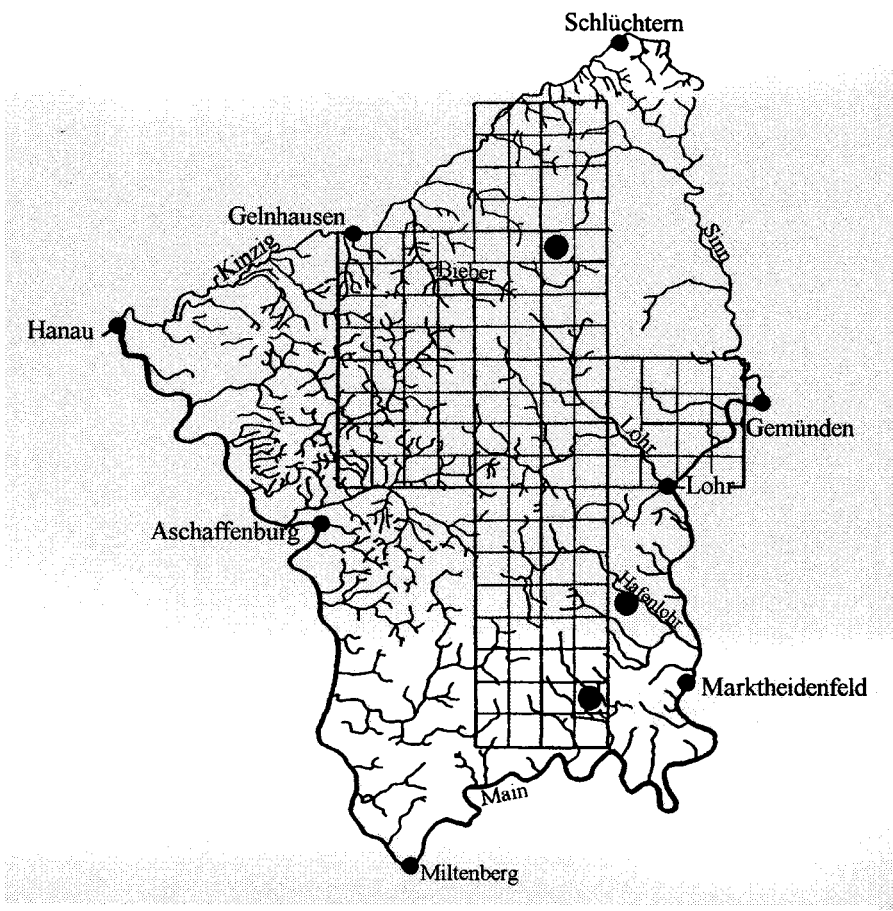

Abb. 4: Verbreitung von *Usnea glabrescens* im Spessart (Bearbeitungsstand 1992).

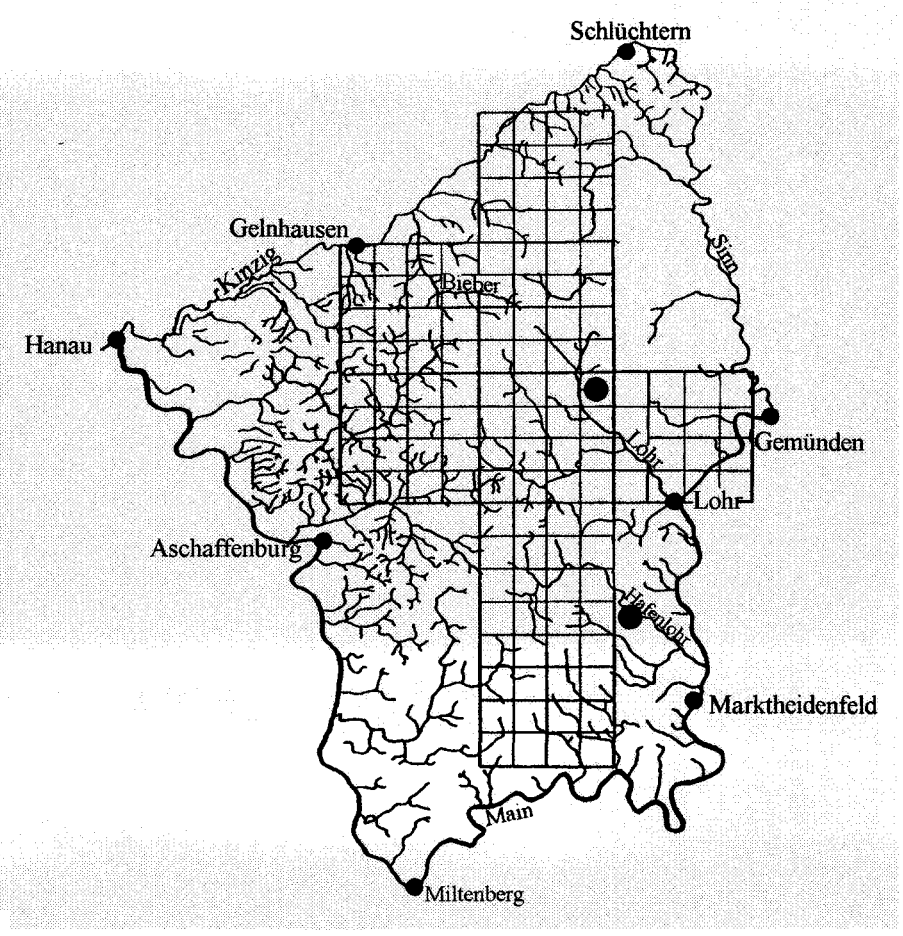

Abb. 5: Verbreitung von *Usnea hirta* im Spessart (Bearbeitungsstand 1992).

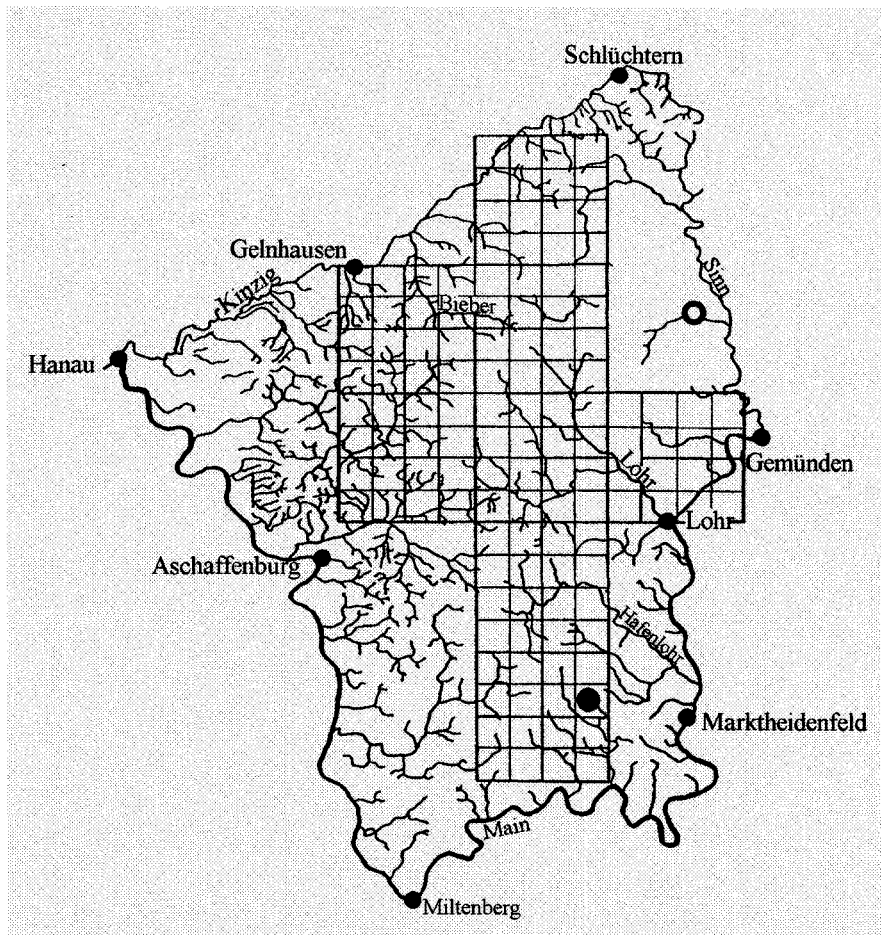

Abb. 6: Verbreitung von *Usnea subfloridana* im Spessart. Geschlossene Symbole repräsentieren den Bearbeitungsstand 1992 im Kerngebiet der Untersuchungen; offene Symbole entsprechen Nachweisen bis 1995.

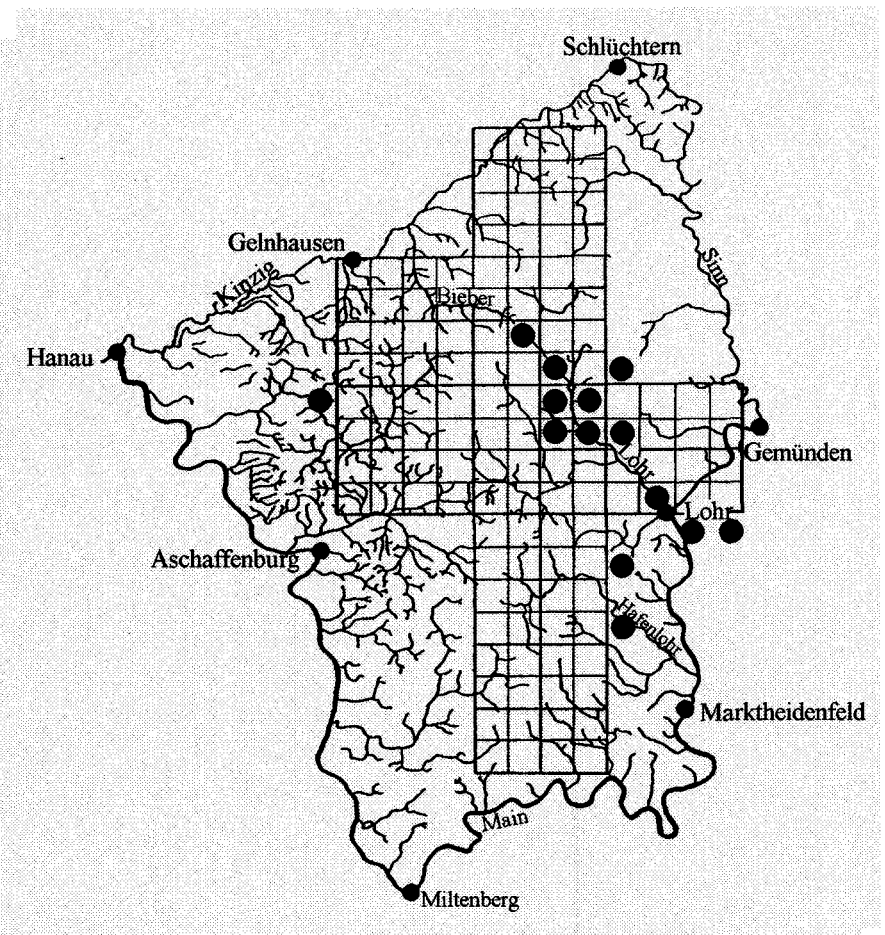

Abb. 7: Verbreitung von *Bryoria fuscescens* im Spessart (Bearbeitungsstand 1995).

– *Usnea florida*

Selten bis stellenweise zerstreut im Untersuchungsgebiet mit deutlichem Verbreitungsschwerpunkt im Bereich des Blattes 5923-Rieneck im äußersten Osten des Gebietes (Abb. 2). Hier finden sich 10 von insgesamt 30 registrierten Rasterpunkten.

– *Usnea fulvoreagens*, *Usnea glabrescens*, *Usnea hirta* und *Usnea subfloridana*

Alle 4 Arten sind sehr selten und wurden im gesamten Untersuchungsgebiet jeweils nur ein- bis dreimal gefunden (Abb. 3 - 6).

– *Bryoria fuscescens*

Selten. Abbildung 7 zeigt die Belegung von 14 MTB-Quadranten für die einzige im Spessart gefundene *Bryoria*-Art. Die Darstellung basiert auf insgesamt 18 Fundorten, die sich vornehmlich im Bereich des Lohrtals befanden.

Verbreitungsmuster und deren Ursachen

Aus der für die Jahre 1991/92 in der Fundpunktskarte (Abb. 8) dargestellten Verbreitung aller Bartflechtenarten im Untersuchungsgebiet, lassen sich eine Reihe spezifischer Gemeinsamkeiten ableiten. Fast alle Fundpunkte befanden sich im östlichen Bereich des Untersuchungsgebietes. Die nach Westen rapide abnehmen-

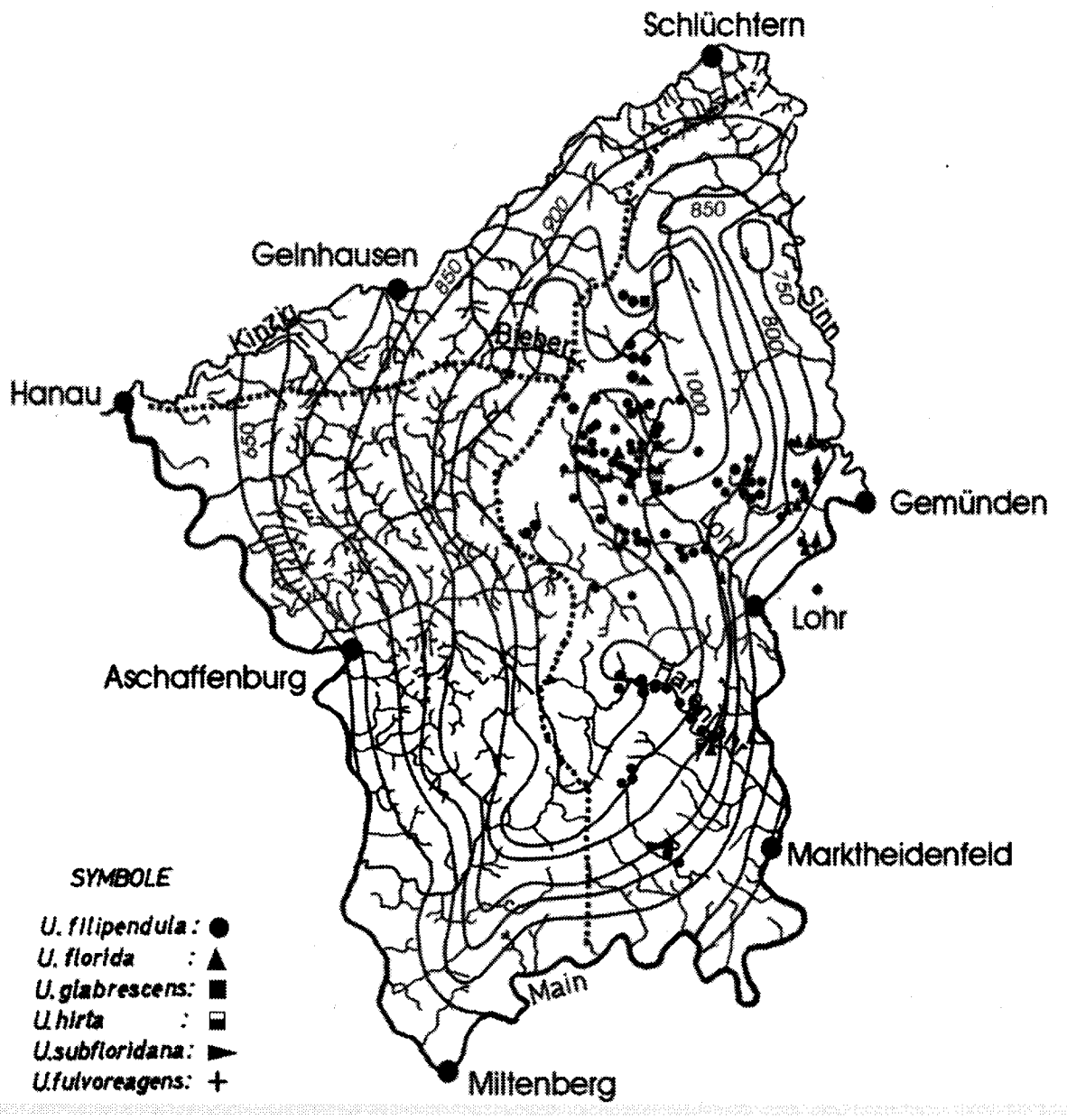

Abb. 8: Fundpunktskarte der *Usnea*-Arten mit eingetragenen Isohydren des Jahresniederschlages sowie dem Verlauf der Hauptwasserscheide (gestrichelte Linie) im Spessart.

de Bartflechtenabundanz präsentierte sich im Gelände auf wenigen Kilometern E-W-orientierter Begehungstransekte. Im Übergang von den MTB 5822 und 5922 zu den MTB 5821 und 5921 fiel nahezu die gesamte Bartflechtenvegetation aus. Die in der Fundpunktskarte eingezeichneten Isohydren machen deutlich, daß die bevorzugte Lokalisierung der Standorte im Osten des Gebietes nicht nur mit den jährlichen Niederschlägen erklärt werden kann; denn wenngleich höchste Abundanzen vor allem in Regionen mit ca. 1000 mm Ns/a auftraten, so fand man Bartflechten zwar im niederschlagsärmeren Ostabfall des Hochspessarts (üppige Vorkommen noch im Bereich um 750 mm/a) – nicht aber im Abstieg zum Vorspessart. Wie durch die eingezeichnete Hauptwasserscheide des Hochspessarts demonstriert werden konnte, handelte es sich hier stattdessen um eine Besiedlung der Leelagen des Spessartmassivs. Obgleich in den Folgejahren (bis 1995) für *U. filipendula* einzelne Nachweise in Luv-seitigen Lagen des Spessarts ergänzt wurden (Abb. 1), bestätigte sich auch für *U. florida* und *U. subfloridana* die bevorzugte Besiedlung östlich der Hauptwasserscheide (Abb. 1 - 2, 6).

Die Situation der Bartflechten im Hochspessart wurde von den Autoren auch nach dem hier veröffentlichten Bearbeitungsstand weiterhin beobachtet. Es läßt sich feststellen, daß bis heute eine massive Zunahme sowohl der Abundanzen als auch der geographischen Ausdehnung der Areale stattfindet (Büdel, Kirsch, pers. Beob.).

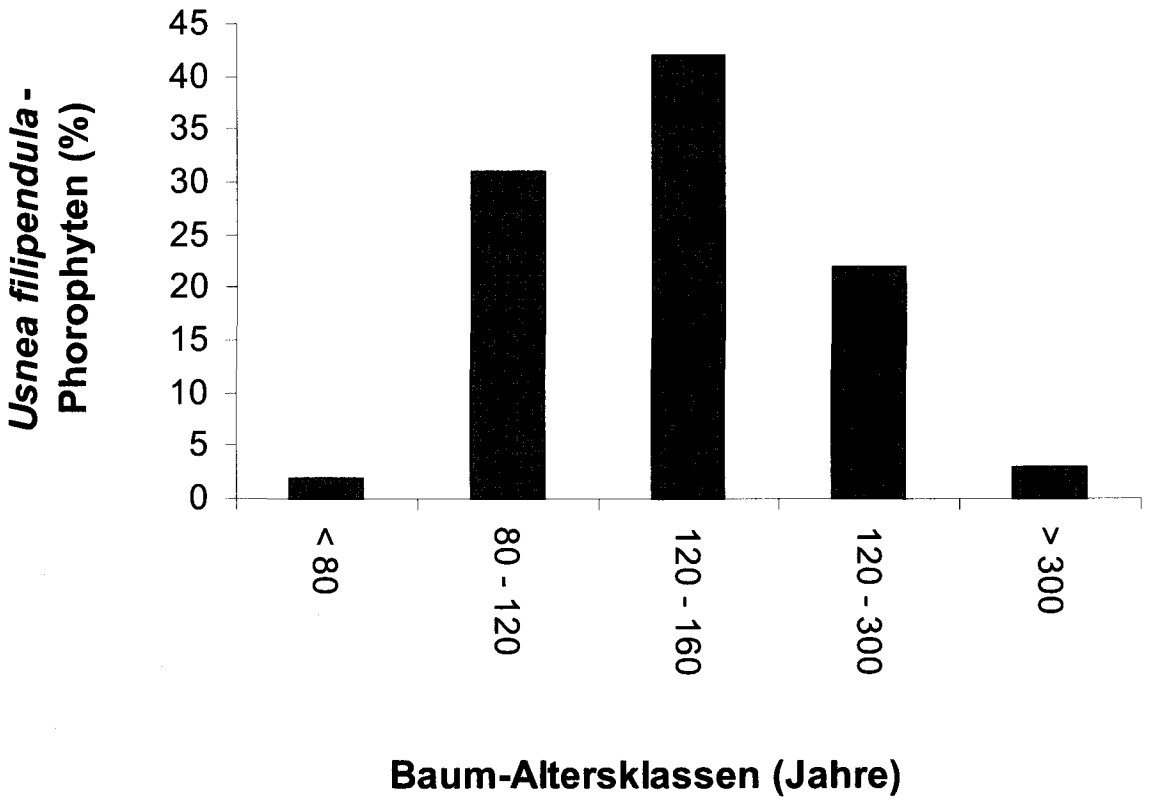

Abb. 9: Verteilung der *Usnea filipendula*-Phorophyten auf verschiedene Altersklassen.

Tab. 1: Trägerbaumarten von *Usnea filipendula* und *Usnea florida* und deren Besiedlungshäufigkeit.

BAUMART	HÄUFIGKEIT (%)	
	Usnea filipendula	*Usnea florida*
Quercus spec.	50	88
Fagus sylvatica	34	6
Betula pendula	4	-
Populus spec.	1.8	-
Fraxinus excelsior	1.8	-
Acer pseudoplatanus	1.8	-
Tilia cordata	1.8	-
Carpinus betulus	1	-
Salix spec.	1	6
Malus spec.	1	-
Picea abies	1	-
	n = 111	n = 17

Trägerbaumarten und Waldbestandsstrukturen

Die ökologische Analyse der standörtlichen Verhältnisse am Flechtenfundort sowie der Phorophyten mit zugehöriger Bartflechtenvegetation wurde aufgrund des für die seltenen Arten limitierten Datenmaterials lediglich für *Usnea filipendula* und *Usnea florida* durchgeführt.

In Abb. 9 ist die Verteilung der *U. filipendula*-Phorophyten auf 5 verschiedene Altersklassen dargestellt. Nahezu 70 % aller aufgenommenen Trägerbäume (n = 88) sind älter als 120 Jahre. In nur 2 % der Fälle konnte eine Besiedlung von *U. filipendula* an Bäumen jünger als 80 Jahre festgestellt werden. Die v. a. im nördlichen Spessart noch immer häufigen Nadelholzforsten traten 1991/92 nicht als Bartflechtenhabitat auf. Dies gilt für alle Nadelholzarten einschließlich der lichtstehenden Kiefer.

Außer den forstwirtschaftlich relevanten Laubholzarten Buche und Eiche kommen eine ganze Reihe anderer Laubbäume als Trägerbäume für *U. filipendula* in Frage (Tab. 1). Es handelte sich bei diesen Arten allerdings nur ausnahmsweise um bestandesbildende Bäume oder Mischbaumarten (z. B. *Betula pendula*), meist aber um freistehende, gewässerbegleitende Bäume (z. B. *Salix* spec., *Populus* spec.), Alleebäume (z. B. *Acer pseudoplatanus*) oder auch einzelstehende Naturdenkmäler (z. B. *Tilia cordata*). Bei der Lichtholzart Eiche, die naturgemäß lichtere Waldbestände bildet, waren Trägerbäume auch sehr häufig im Bestandesinneren anzutreffen, während dies bei den dichtstehenden und unterwuchsfreien Hallenbuchenwäldern in keinem einzigen Fall beobachtet werden konnte. Die Besiedlung von Buchen vollzieht sich vornehmlich an Randstrukturen (76 % aller aufgenommenen Phorophyten (n = 83) befanden sich am Rande von Waldbeständen, am Rande von Lichtungen oder an Wegrändern). Darüber hinaus fand eine Besiedlung innerhalb bereits aufgelichteter Altbestände statt. Ein Großteil der Phorophyten befindet sich dabei am Rande der durch Femel-Schirmschlag-Verjüngung gebildeten Verjüngungskerne bzw. Femelgruppen, wo häufig bereits Unterwuchs (Buche und Mischbaumarten) im Alter von 5-15 Jahren vorzufinden ist. Als Folge der bisweilen noch immer praktizierten flächenhaften Schirmschlagverjüngung verbleiben sog. Nachhiebsreste, die als m. o. w. freistehende Einzelüberhälter von *U. filipendula* ebenfalls als Phorophyten genutzt werden.

Im Vergleich mit *U. filipendula* war die Substratvielfalt von *Usnea florida* weitaus geringer. Insgesamt wurden nur drei Baumarten registriert. In fast 90 % aller Fälle sind Eichen (*Q. robur* und *Q. petraea*) präferierte Trägerbäume (Tab. 1).

Dynamik der Bartflechtenverbreitung über zwei Jahrzehnte (1977 bis 1995)

Eine Analyse der langfristigen Entwicklung der Bartflechtenpopulationen im Gebiet ist mit Hilfe historischer Aufzeichnungen (z. B. BEHR 1957) nur qualitativ möglich, da die Verbreitung nicht über standardisierte Methoden (z. B. Punktrastermethode) festgehalten wurde und die Ortsangaben nur sehr grob erfolgten. Die einzige konkrete Vergleichsmöglichkeit der ermittelten Verbreitungsdaten sind daher die von RITSCHEL (1977) im Zuge ihrer Untersuchung der Verbreitung epiphytischer Flechten in NW-Bayern dokumentierten Ergebnisse. Für die drei in beiden Bearbeitungen vorkommenden *Usnea*-Arten werden sie im folgenden als paarweise Verbreitungskarten auf Grundlage der von RITSCHEL verwendeten MTB-Quadranten-Darstellung präsentiert (Abb. 10-12):

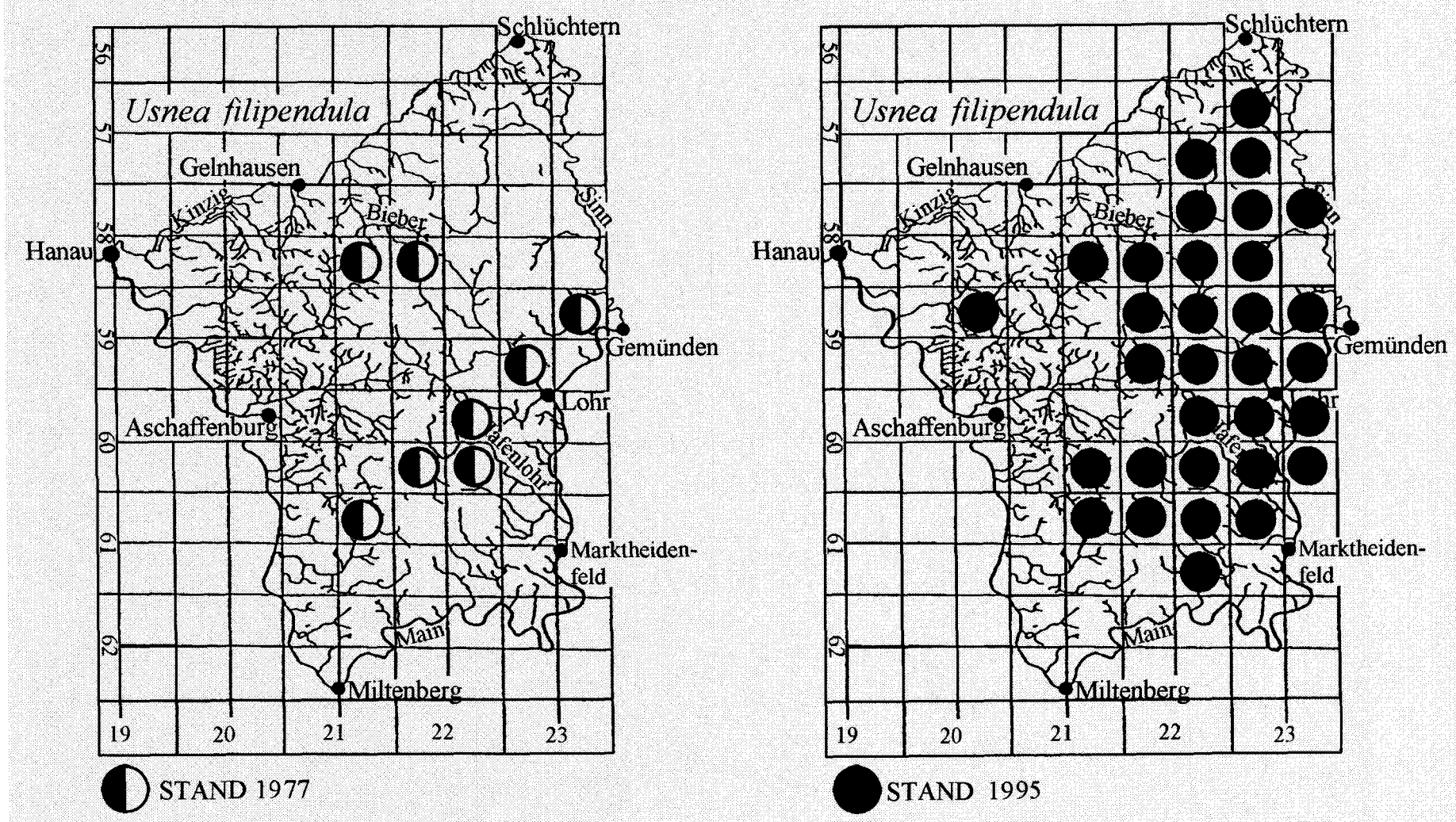

Abb. 10: Verbreitung von *Usnea filipendula* 1977 und 1995.

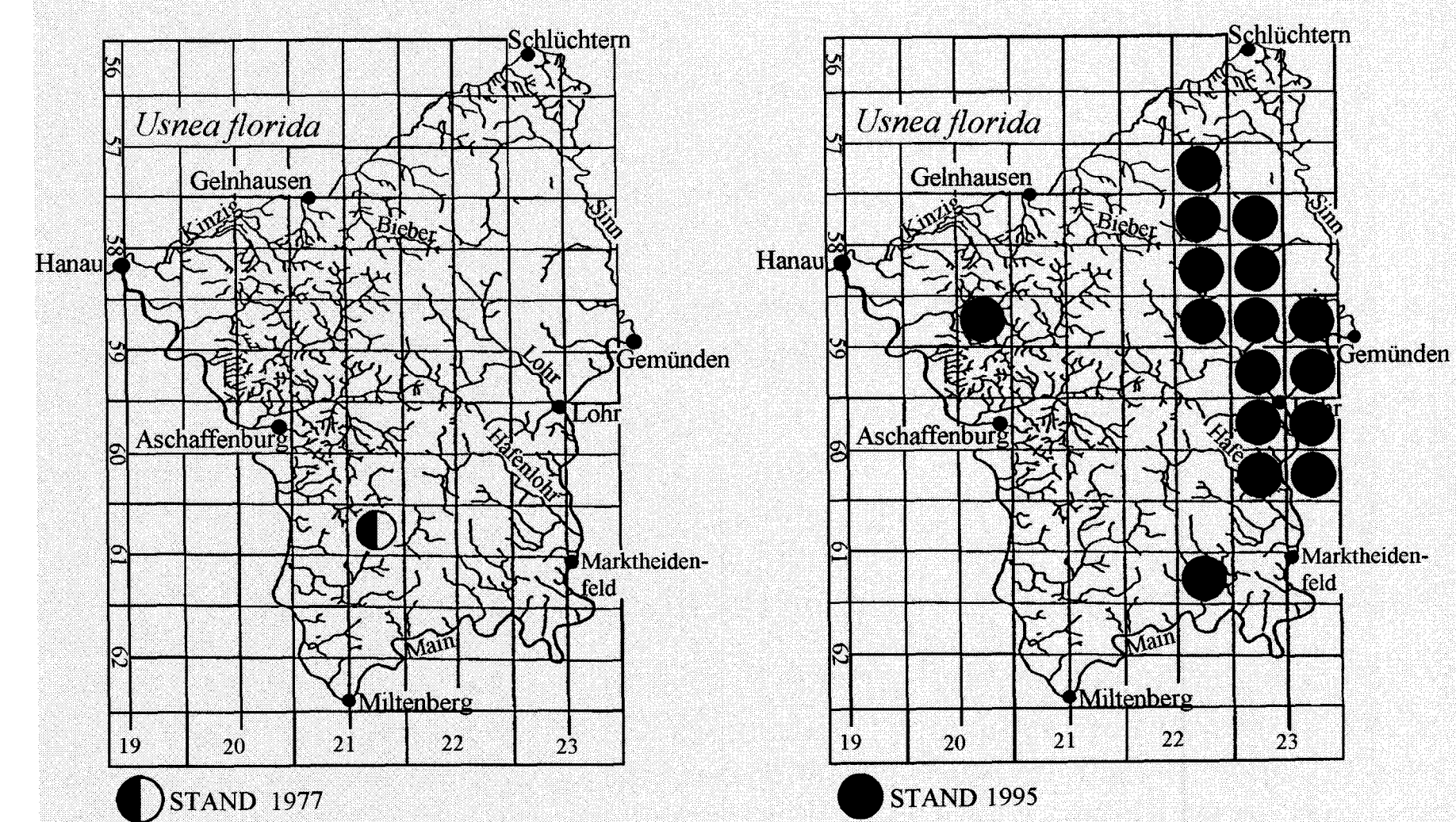

Abb. 11: Verbreitung von *Usnea florida* 1977 und 1995.

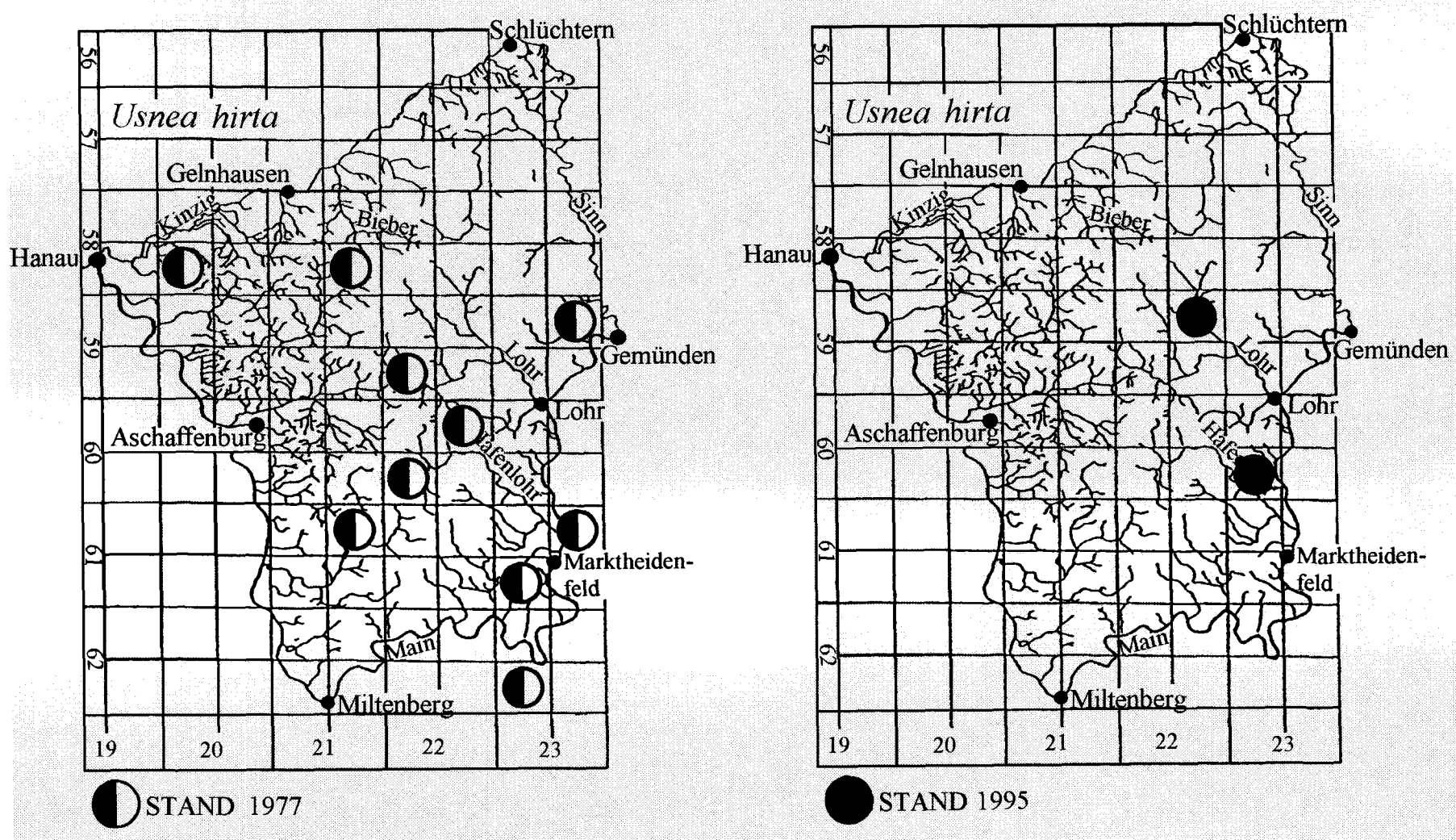

Abb. 12: Verbreitung von *Usnea hirta* 1977 und 1995.

Der Vergleich der *U. filipendula*-Verbreitung mit dem Bearbeitungsstand von 1977 ergab eine deutliche Zunahme der belegten MTB-Quadranten (Abb. 10). Für den von RITSCHEL kartierten bayerischen Spessart konnten insgesamt 20 weitere Rasterpunkte gekennzeichnet werden.

Während die *U. florida*-Population 1977 mit nur einem Rasterpunkt als extrem reduziert bezeichnet werden mußte (RITSCHEL 1977), dehnte sie sich bis 1995 in Bayern auf weitere 11 MTB-Quadranten aus. Insgesamt waren so für den Spessart 16 Rasterpunkte zu verzeichnen (Abb. 11).

Der direkte Vergleich der *U. hirta*-Verbreitungskarten deutet hingegen auf eine reduzierte Häufigkeit hin; den 10 MTB-Quadranten von 1977 standen 1995 nur 2 gegenüber (Abb. 12).

Diskussion

Vorkommen und Artenreichtum von Bartflechten im Hochspessart

Alle im Untersuchungsgebiet gefundenen Arten sind zu den typischen europäischen Vertretern der Gattungen *Usnea* und *Bryoria* zu zählen. Der Arealschwerpunkt ist in der Regel die boreale und die gemäßigte mitteleuropäische Zone. Nach GRUMMANN (1963) kommen alle benannten Arten auch in Skandinavien, den Briti-

schen Inseln und Nordamerika vor. Durch die Neuentdeckung von *Usnea glabrescens* und die wiedergefundene *Usnea fulvoreagens* sind nunmehr sechs aktuelle *Usnea*-Arten für den Spessart nachgewiesen. Im bundesweiten Vergleich mit anderen mittelgebirgsreichen Gebieten im Süden des Landes muß dem Spessart somit ein relativ hoher *Usnea*-Artenreichtum zugesprochen werden (s. Tab. 2).

Tab. 2: *Usnea*-Artenzahlen verschiedener Gebiete in Deutschland.

Gebiet	*Usnea*-Artenzahl	Autor
Deutschland	18-21	WIRTH (1995)
Baden-Württemberg	15	WIRTH (1995)
Bayerischer Wald	4	MACHER & STEUBING (1984)
Harz	5	SCHOLZ (1991)
Hessen	5	SCHÖLLER (1997)
Hoher Meißner und Vorland (Hessen)	0	KÜMMERLING (1991)
Nordrhein-Westfalen	5	HEIBEL et al. (1999)
Saarland	4	JOHN (1986)
Rheinland-Pfalz	6	JOHN (1990)
Thüringen	3	MEINUNGER (1993)
Spessart	6	diese Studie

Die historische Entwicklung der *Usnea*-Vegetation ist für den Spessart nur aus Untersuchungen der Jahre 1957 und 1977 nachzuvollziehen. BEHR (1957) konnte ebenfalls sechs Arten belegen, von denen eine (*Usnea ceratina*) inzwischen verschollen ist (SCHÖLLER 1997). Die vier bei RITSCHEL (1977) für den bayerischen Spessart verzeichneten Arten (*U. filipendula*, *U. subfloridana*, *U. florida*, *U. hirta*) lassen auf eine vorübergehende Abnahme der Artenzahl schließen, die allerdings bei der Seltenheit der neuentdeckten Arten möglicherweise als Bearbeitungsartefakt zu bewerten ist.

Das Verbreitungsmuster der Gattung *Usnea* im Spessart

Die Berücksichtigung der orographischen Verhältnisse des Hochspessarts mitsamt der Einbindung in seine großklimatische Situation, führt zu einem besseren Verständnis des geschilderten Verbreitungsmusters in östlicher Exposition des Mittelgebirges. Insbesondere die Berücksichtigung der Hauptwasserscheiden des Hochspessarts in der 1992er Fundpunktskarte verdeutlicht eindrucksvoll die Besiedlung der Leelagen des Spessartmassivs. Ganz ähnliche Verhältnisse fanden auch SCHINDLER & BIBINGER (1987) für *U. filipendula* im Nordschwarzwald, wo sich alle Fundpunkte östlich der an der Kammlinie verlaufenden Schwarzwaldhochstraße befanden. Die Tatsache, daß die hygrophytischen, schadstoffempfindlichen Bartflechten an diesen Standorten gleichermaßen Schutz finden würden vor den austrocknenden und mechanischen Wirkungen der dominierenden West- und Süd-

westwinde (Deutscher Wetterdienst in der US-Zone, 1950, 1952), sowie vor windverfrachteten Immissionen, bietet eine plausible Erklärung für die geschilderten Zusammenhänge.

Dynamik der Bartflechtenverbreitung im Spessart und deren Ursachen

Die Dezimierung und Regeneration der Bartflechtenpopulationen im Spessart ist schwierig zu beurteilen, da dieses Gebiet gerade in der für den Rückgang relevanten Periode (1957 bis 1977) keine standardisierte lichenologische Untersuchung erfahren hat. Erst mit der von RITSCHEL (1977) vorgenommenen Bearbeitung epiphytischer Flechten Nordwestbayerns lag ein partieller Datensatz auf Grundlage der Punktrasterdarstellung vor, der den Vergleich rezenter Entwicklungen durch die hier vorgestellten Daten ermöglichte. Bei den nachfolgenden Interpretationen ist dennoch zu berücksichtigen, daß methodische Unterschiede bei den Kartierungen für einen Teil der Effekte verantwortlich sein mögen. So war das Untersuchungsgebiet von RITSCHEL unter Ausschluß des hessischen Spessarts auf NW-Bayern ausgedehnt – die Begehung des Hochspessarts konnte also nicht mit gleicher Intensität erfolgen, wie in dem vergleichsweise kleinen Kerngebiet der vorliegenden Arbeit. Zudem wurden die Aufnahmen i. d. R. nur bis zum Mittelstamm durchgeführt, wodurch viele ausschließlich kronenbewachsene Trägerbäume unterrepräsentiert sein mögen.

(1) *Usnea filipendula*

Die Art stellt heute noch immer die häufigste und am meisten verbreitete Bartflechte dar, dennoch beschrieben fast alle hier berücksichtigten Autoren einen starken Rückgang von *U. filipendula* in den letzten Jahrzehnten, der oft auch mit einem erheblichen Vitalitätsverlust im Vergleich zu früheren Jahren einherging (Zitate siehe Tab. 2). Wenngleich es wahrscheinlich ist, daß sowohl Areal als auch Abundanzen der Art noch nicht wieder der natürlichen Verbreitung entsprechen, so lassen die hier vorgestellten Daten darauf schließen, daß sie im Spessart deutliche Ausbreitungstendenzen aufweist. Dies gilt sowohl für die deutliche Zunahme belegter MTB-Quadranten im bayerischen Spessart seit 1977 als auch für die Jahre 1991 bis 1995 während der wir zunehmend neue Funde registrieren konnten.

(2) *Usnea florida*

U. florida wird in Deutschland zu den stärker im Rückgang begriffenen Usneen gezählt. Nach WIRTH (1995a) ist die Art außerhalb des Schwarzwaldes, der Alpen und der Eifel selten bis sehr selten und in einigen Landschaften sogar fast fehlend. Im Saarland (JOHN 1986) und in Rheinland-Pfalz (JOHN 1990) ist *U. florida* in den letzten Jahrzehnten stark zurückgegangen und heute in beiden Gebieten stark gefährdet (Gefährdungsstufe 2 der Roten Liste, WIRTH et al. 1996). In Schleswig-Holstein wurde die Art seit 1975 nicht mehr gefunden (JACOBSEN 1992).

Für den Spessart wurde *U. florida* 1977 ebenfalls als sehr selten eingestuft (RITSCHEL 1977). Die aus dem Vergleich der Daten von 1977 und 1995 erkennbare Zunahme der Verbreitung entspricht einem beträchtlichen Informationsgewinn. Demnach ist die Häufigkeitsangabe „sehr selten" für den Spessart heute nicht mehr gerechtfertigt. Das Ausmaß der zwischen 1992 und 1995 neu hinzugekommenen Fundpunkte (Abb. 2) läßt ebenfalls den Schluß zu, daß sich die Spezies im Prozess einer Wiederausbreitung befindet.

(3) *Usnea hirta*

Zusammen mit *U. filipendula* wird *U. hirta* als die am wenigsten gegenüber Umweltveränderungen empfindliche heimische *U.*-Art bezeichnet (WIRTH 1995b). In Deutschland ist sie ziemlich selten, aber fast durch das gesamte Gebiet verbreitet (WIRTH 1995a). Dennoch fehlt *U. hirta* in Schleswig-Holstein seit 1975 (JACOBSEN 1992), am Hohen Meißner und seinem Vorland seit 1974 (KÜMMERLING 1991); im Saarland finden sich nur noch kümmerliche Exemplare und die Art ist stark gefährdet (Rote Liste: 2, JOHN 1986). Die Situation im Spessart unterscheidet sich eklatant von den anderen Arten. Während *U. hirta* von RITSCHEL (1977) als häufigste Bartflechte in NW-Bayern beschrieben wurde, konnten wir in der vorliegenden Arbeit nur zwei recht spärliche Fundorte registrieren. Da *U. hirta* von den anderen Arten sehr gut zu unterscheiden ist, kann ausgeschlossen werden, daß Standorte in solchem Ausmaß übersehen wurden (leider war es nicht möglich, die Aufsammlungen von RITSCHEL einzusehen, da die angegebenen Belegexemplare nicht mehr zur Verfügung standen). Es scheint erstaunlich, daß gerade die als ökologisch relativ anspruchslos eingeschätzte *U. hirta* den drastischsten Rückgang aller Usneen des Gebietes erfahren haben soll; umso mehr, als die Art manchmal selbst in klimatisch weit ungünstigeren Gebieten gefunden wird (z. B. ein üppiger Standort in der Nähe von Würzburg). Da sie jedoch die hygrisch anspruchsloseste Art ist (WIRTH 1995b), die Kartierungen aber hauptsächlich in niederschlagsreichen Lagen des Hochspessart konzentriert waren, ist es möglich, daß insbesondere trockene Standorte mit höheren Abundanzen bei dieser Untersuchung unterrepräsentiert sind. Es bleibt festzuhalten, daß *U. hirta* im bearbeiteten Gebiet sehr selten ist. Ein dauerhaftes Monitoring der wenigen Standorte könnte der Aufklärung von Ursachen für eine mögliche Dezimierung der Bestände dienlich sein.

(4) *Usnea glabrescens*

Die Neuentdeckung von *U. glabrescens* ist sowohl für den Spessart als auch für Deutschland von Bedeutung, da die Art in ganz Mitteleuropa ziemlich selten und überdies schlecht bekannt ist (P. Clerc pers. Komm.). Nach GRUMMANN (1963) kam sie in Deutschland in nur 6 von 25 definierten Landschaften vor. WIRTH (1995a) beschrieb sie als sehr selten für Deutschland. In der Roten Liste Deutschlands (WIRTH et al. 1996) wurde sie nur noch für Baden-Württemberg und Rheinland-Pfalz gelistet und ist dort vom Aussterben bedroht. Für den Spessart wurde sie noch nie erwähnt. Aufgrund der drei im Gebiet zu verzeichnenden Fundorte ist die Art als sehr selten bis selten einzustufen.

(5) *Usnea subfloridana*

Nach WIRTH (1995a) ist *U. subfloridana* in Deutschland ziemlich selten, außerhalb des Schwarzwaldes und der Vogesen selten, in vielen Gebieten ausgestorben oder fehlend. Bei GRUMMANN (1963) galt die Verbreitung als begrenzt – nur 13 von 25 Landschaften, die vornehmlich den südlichen Mittelgebirgen und Alpen zugeordnet sind, wurden aufgeführt. In Baden-Württemberg gehört die Art zu den am deutlichsten im Rückzug befindlichen Bartflechten (WIRTH 1995b). Ebenso wie im Saarland (JOHN 1986) wird sie auch in Rheinland-Pfalz (JOHN 1990) als stark gefährdet (Rote Liste: 2) eingestuft. Im Spessart scheint die Situation seit 1977 unverändert (s. RITSCHEL 1977). So stehen dem vor 18 Jahren gemeldeten einzigen Fundpunkt im Spessart heute lediglich zwei Funde gegenüber. Die Art ist folglich mit hoher Wahrscheinlichkeit nach wie vor sehr selten im Spessart und die Gefahr des vollständigen Verschwindens muß als groß beurteilt werden. Allerdings sollte durchaus in Betracht gezogen werden, daß *U. subfloridana* im Spessart noch nie sehr viel häufiger war (auch BEHR (1957) nennt nur einen einzigen Fundort), so daß also nicht zwangsläufig ein anthropogen verursachter Rückgang dieser Spezies vorliegen muß.

(6) *Usnea fulvoreagens*

Die letzte Angabe zu *U. fulvoreagens* für den Spessart findet sich bei BEHR (1957). Seitdem wurde die Art dort nicht mehr gefunden. Da im Verlauf dieser Arbeit nur ein einziger Fundort ermittelt werden konnte, handelt es sich auch bei dieser Art um eine sehr seltene Bartflechte, der ein hoher Gefährdungsgrad zugewiesen werden muß. Auch im übrigen Deutschland ist *U. fulvoreagens* sehr selten; GRUMMANN (1963) nannte Vorkommen in nur 7 von 25 Landschaften. In der Roten Liste Deutschlands (WIRTH et al. 1996) wurde sie nur für Thüringen (MEINUNGER 1993) und Baden-Württemberg (WIRTH 1995b) aufgeführt. In Niedersachsen gilt sie als verschollen (HAUCK 1992). WIRTH (1995b) bezeichnet die Art als ziemlich selten bis sehr selten – in Baden-Württemberg gehört sie zu denjenigen Usneen, bei denen sich das Vorkommen im Laufe der Jahrzehnte mehr und mehr reduziert hat (vgl. auch SCHINDLER & BIBINGER 1987). In allen anderen Gebieten, die in jüngerer Zeit von den in Tab. 2 genannten Autoren bearbeitet wurden, sind keinerlei Funde von *U. fulvoreagens* zu vermelden.

(7) *Bryoria fuscescens*

B. fuscescens gehört zu den euryöken Bartflechtenarten und ist in allen bearbeiteten Bundesländern der Roten Liste Deutschlands aufgeführt (WIRTH et al. 1996). Sie ist in der Regel als ziemlich selten bis selten zu bezeichnen, erfährt aber neuerdings eine Zunahme (WIRTH 1995a).

Die Art wurde von BEHR (1957) das letzte Mal für den Spessart genannt. Der erste Wiederfund ist auf das Jahr 1984 zu datieren und ist in der vorliegenden Arbeit dokumentiert (MTB 5822, am Wiesbüttmoor). Bis heute sind lediglich 4 Lokalitäten bekannt, an denen sich *B. fuscescens* zu voll ausgebildeten Bärten von bis

zu 20 cm Länge entwickelt. In der Regel ist die Art jedoch von sehr unscheinbarem Habitus und daher außerordentlich schwer zu kartieren. Mehr noch als bei den *Usnea*-Arten bleibt oft nur die Suche an neu gefällten, oder umgestürzten Bäumen. Es ist daher zu vermuten, daß die Art weitaus häufiger ist als dies den bisherigen Kartierungsergebnissen abzuleiten wäre. Dennoch ist *Bryoria fuscescens* als selten zu bezeichnen. Die Gefährdungssituation im Spessart ist bedrohlich, denn die Fundorte weisen überwiegend Einzelexemplare auf. Aktuelle Beobachtungen lassen auch bei dieser Art eine zunehmende Ausbreitung, mit z. T. Übergang auf Fichte und Lärche, erkennen.

Die Bedeutung der Immissionsbelastung für die *Usnea*-Vegetation

Die Bedeutung von Immissionen für die Verbreitung von Flechten und für die Veränderung der Flechtenvegetation ist hinreichend bekannt und findet seit längerem Anwendung bei der Bioindikation von Luftverunreinigung zur qualitativen Beurteilung von immissionsbelasteten Gebieten (HAWKSWORTH & ROSE 1970, JÜRGING 1975, JAMES 1982 u. a.).Von allen potentiellen Luftschadstoffen ist die Rolle des Schwefeldioxids (SO_2) für Flechten am besten untersucht (vgl. z. B. GILBERT 1965, 1970, MACHER & STEUBING 1984, LINDERS 1990). Für die vorliegende Arbeit ist der Faktor SO_2 insofern von besonderer Relevanz, als insbesondere die Bartflechten für eine sehr geringe Resistenz bekannt sind (s. z. B. WIRTH & TÜRK 1972). Dies zeigt z. B. das vollständige Verschwinden von Usneen im Gebiet des Hohen Meißners (Hessen), das sicherlich vorrangig eine Folge der überaus hohen SO_2-Gehalte der Luft ist (durchschn. winterliche Mittelwerte von 1984 - 1987: 88,6 $\mu g/m^3$; KÜMMERLING 1991). In den Arbeiten von HAWKSWORTH & ROSE (1970) und DE WIT (1976) erhalten *Bryoria*-Arten und *Usnea*-Arten die höchsten Toxiphobie-Indices. Als Gründe hierfür gelten (1) relativ große Thallusoberfläche als Folge der Wuchsform und damit erhöhte, potentielle SO_2-Aufnahme; (2) geringe Abpufferung durch das Substrat, aufgrund der habitusabhängigen Minimierung des Substratkontaktes; (3) geringere SO_2-Resistenz als Folge des hygrophytischen Charakters (Schädigungen treten nur in gequollenem Zustand auf; TÜRK & WIRTH 1975, TÜRK et al. 1974).

Es liegt also nahe die vermeintliche Wiederausbreitung der Bartflechten im Spessart mit einer Verbesserung der Lufthygiene zu erklären. Ein Studium der Schadstoff-Kennwerte von Meßstationen in- und um den Spessart (BAYRISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ 1979 - 1991, 1996; HESSISCHE LANDESANSTALT FÜR UMWELT 1990) zeigt, daß die SO_2-Belastung an den Meßstationen insbesondere seit 1987/88 durch effektive Luftreinhaltungsmaßnahmen tatsächlich zurückgegangen ist. Der naheliegende kausale Zusammenhang zwischen dem vermehrten Vorkommen von Bartflechten und dem reduzierten Grad der Schwefeldioxid-Belastung muß jedoch eingeschränkt werden, da Usneen besonders stenöke Organismen sind, die bereits auf geringe, nicht SO_2-bedingte Umweltveränderungen reagieren (TÜRK & WIRTH 1975). Bei der Interpretation der langfristigen Populati-

onsdynamik von Bartflechten sind also insbesondere bei den aktuell sehr niedrigen SO_2-Belastungen andere Immisionskomponenten sowie klimatische und das Substrat betreffende Veränderungen von Bedeutung, wie sie z. B. durch die im folgenden diskutierten forstbaulichen Maßnahmen ausgelöst werden.

Das Binnenklima des Waldes und die Einflüsse waldbaulicher Maßnahmen am Beispiel *U. filipendula*

U. filipendula gehört zweifellos zu denjenigen Usneen, die sich auf geschlossene Wälder konzentrieren, auch wenn sie im Vergleich zu anderen *Usnea*-Arten (z. B. *U. ceratina* u. *U. longissima* – WIRTH 1974) eine höhere ökologische Plastizität erreicht hat und auch an m. o. w. freistehenden Bäumen und Waldrändern zu finden ist. Bei den Wäldern handelt es sich um Altbestände, die häufig bereits das von der Forsteinrichtung festgelegte Baumalter erreicht haben und ersten Verjüngungseingriffen ausgesetzt sind. Die etwa seit 1970 greifenden Veränderungen bei der Waldbewirtschaftung lassen sich grob beschreiben durch eine Abkehr von reinen, unterwuchsfreien Altersklassenbeständen hin zu naturnaheren Waldformen, mit standortgemäßeren Mischwäldern und stärker altersklassendifferenzierten Waldbeständen. Die im Laufe dieser Arbeit gemachten Erfahrungen deuten in einigen Fällen darauf hin, daß diese im Wandel begriffene Forstbaupraxis zu einer Ausbreitung von *U. filipendula* beitragen kann. Dies betrifft insbesondere die Umstellung von Schirmschlag[1] auf Femel/Schirmschlag[2], die Anhebung der Umtriebszeiten[3] bei den Hauptlaubholzarten sowie der Verzicht auf Monokulturen und der Ausbau des Laubholzanteils. Nach Untersuchungen von GEIGER (1961) wird das Klima des Altbestandes durch „Lochhiebe“ und Verjüngungsgruppen nicht sonderlich verändert, „denn der umliegende Bestand sorgt für Windschutz, für eine ausgeglichene Temperatur und relativ hohe Luftfeuchtigkeit“. So haben Vergleichsmessungen in Mischwäldern ergeben, daß die relative Luftfeuchtigkeit unter dem Altholzschirm sogar 5-7 % niedriger war als im Lochschlag (GEIGER 1961).

---

1 Die Verjüngung von Altbeständen wird durch gleichmäßige Hiebe vorgenommen. Der flächenmäßig weit überwiegende Restbestand bleibt geschlossen. Es handelt sich bei solcherart verjüngten Beständen um dunkle, geschlossene, annähernd gleichaltrige Forsten mit geringer natürlicher Beimischung anderer Baumarten.

2 Der Altbestand wird gleichzeitig, großflächig im Schirmschlag (Auflichtung des Kronendaches) behandelt. Anschließend wird femelartig weiterverfahren, d. h. es werden sogenannte Verjüngungskerne unregelmäßig über die gesamte Fläche verteilt, wodurch mosaikartige Lichtungsflecken im vorgelichteten Bestand gebildet werden. Diese Verjüngungskerne werden sukzessive zu sog. Femelgruppen erweitert, in welchen sich die Verjüngung gestaltet. Es entstehen unterschiedlich dichte, ungleichaltrige und stärker strukturierte Bestände mit größeren Anteilen von Mischbaumarten. Insgesamt sind weniger Eingriffe als beim Schirmschlag erforderlich.

3 geplantes Baumalter bis zur Ernte

Dies sind Bedingungen, in deren Genuß die photophile *U. filipendula* vor allem im dichten Buchenbestand offenbar erst dann kommt, wenn zusätzlicher Lichteinfall ermöglicht wird.

Längenmessungen von Thalli mit dem Ergebnis beträchtlicher Zuwachsraten für *U. filipendula* (WIRTH 1992) unterstützen die obige Interpretation einer Ausbreitung der Populationen seit den Untersuchungen von RITSCHEL (1977). Bei einer Durchschnittslänge der im Untersuchungsgebiet gefundenen Thalli von ca. 8 cm (bis max. 15) und jährlichen Zuwachsraten von bis zu 2 cm ist es realistisch anzunehmen, daß vor ca. 20 Jahren eingeführte Veränderungen im Waldbau bereits Auswirkungen zeigten. Dennoch, in den Wäldern des Spessarts kann *U. filipendula* längst nicht als ungefährdet betrachtet werden. Verantwortlich dafür ist der scheinbar noch immer ungebremste Straßen- und Wegebau, der mehr und mehr zur Verinselung großer Waldbestände beiträgt und der das Waldklima empfindlich stört. Selten, aber immer noch trifft man auf kahlschlagartige Verjüngungspraktiken, bei denen schlagartig große Populationen von *U. filipendula* vollständig ausgelöscht werden, wodurch auch die im Femel- oder Plenterbetrieb mögliche Wiederbesiedlung nachfolgender Baumgenerationen, ausgehend von Nachbarbäumen, nicht mehr stattfinden kann (vgl. WIRTH 1976).

Ökologie und Verbreitungsmuster

Aufgrund der geringen Anzahl von Fundorten wurde auf eine ökologische Charakterisierung der 4 selteneren Arten verzichtet. *U. fulvoreagens*, *U. hirta* und 2 Standorte von *U. glabrescens* befanden sich an frei stehenden Laubbäumen in Talsohlen, während *U. subfloridana* und ein weiterer Standort von *U. glabrescens* im unteren Hangbereich eines lichten Buchenwaldbestandes lokalisiert waren. Die ohnehin spärlichen Informationen zur Ökologie zu *U. fulvoreagens* und *U. glabrescens* sind somit nicht zu ergänzen. Im übrigen sei auf die Angaben von WIRTH (1974, 1995a, b) sowie CARLIN & SWAHN (1977) verwiesen.

Die Ergebnisse standörtlicher und trägerbezogener Einflußgrößen der *U. filipendula*-Vegetation im Untersuchungsgebiet spiegeln eine Reihe von qualifizierten ökologischen Ansprüchen dieser Art im Spessart wider. Da die makroklimatischen Bedingungen in der kollinen und submontanen Stufe nicht als optimal angesehen werden können, muß man davon ausgehen, daß im Spessart weitaus differenziertere Anforderungen an mikroklimatische und substrat-spezifische Verhältnisse vorliegen. So stehen beispielsweise im Gegensatz zu anderen montanen und hochmontanen Beobachtungsgebieten nicht Nadelbäume im Vordergrund (FREY 1952), sondern ausschließlich Laubbäume. Fichtenforste erweisen sich zunächst als völlig bartflechtenfrei, vermutlich eine Konsequenz der durch zu dichte Bestockung verschlechterten Licht- und Wassergenuß (s. a. FOLLMANN 1974 für Nordhessen). Nach 1992 wurde die Art jedoch auch häufiger auf Nadelbäumen gefunden – ein Umstand, der auf anhaltende Verbesserung der Gesamtsituation zu bewerten ist.

Während die Art in Lagen über 1000 m häufiger ist – wie z. B. im Schwarzwald (WIRTH 1974) – findet sie sich in den tieferen Lagen des Spessarts vornehmlich in unteren Hanglagen und Talböden von Flußtälern, die nach Südosten entwässern. Es ist zu vermuten, daß die Art infolge ihres hygrophytischen Charakters die E-Expositionen bevorzugt. An Südhängen und Westlagen wirken wahrscheinlich die lange Sonneneinstrahlung, bzw. die austrocknenden W-SW-Winde wachstumsbegrenzend. Hohe Luftfeuchte ist also auch für *U. filipendula* – wie für die Usneen im allgemeinen – von ausschlaggebender Bedeutung. Auch die bevorzugte Besiedlung geschlossener Wälder, die Nähe zu Oberflächengewässern sowie die Vermeidung von oberen Hanglagen und Bergkuppen sind in dieser Richtung zu deuten. Letzteres steht sicher auch im Zusammenhang mit dem Umstand, daß die tieferen Stellen des Geländes Zielorte nächtlichen Kaltluftflusses darstellen (s. GEIGER 1961), wodurch – je nach Größe und Gestalt solcher Mulden, Gräben oder Täler – zumindest in den Morgenstunden eine höhere Luftfeuchtigkeit vorliegt. Die mit großer Oberfläche und geringen Substratkontakt gekennzeichneten Bartflechten profitieren an solchen Habitaten auch vom Nebel, der ein Charakteristikum der Tallagen ist (GEIGER 1961).

Bei der Beurteilung der phorophytenbezogenen Ergebnisse muß darauf hingewiesen werden, daß die vorgefundenen Verhältnisse insbesondere bezüglich der Baumarten und des Baumalters keineswegs den natürlichen Anforderungen der Bartflechten gleichgesetzt werden dürfen, sondern immer als das Produkt unserer nach forstwirtschaftlichen Gesichtspunkten entstandenen Wälder aufzufassen sind. Mit Blick auf die Trägerbaumarten vom *U. filipendula* scheint es dennoch gerechtfertigt, die Eiche als bevorzugten Phorophyten zu bezeichnen, zumal sie im Spessart einen wesentlich geringeren Baumartenanteil einnimmt als die Buche. Dies steht im Einklang mit einer ganzen Reihe lichenologisch-ökologischer Untersuchungen, in denen die Eiche als flechtenartenreicher und häufiger Trägerbaum beschrieben wird (z. B. CLERC 1984, RITSCHEL 1977). Da der Kontakt der Bartflechte zum Substrat sehr locker ist und diese sowohl Nährstoffe als auch Wasser überwiegend aus der Luft bezieht (BIBINGER 1970), stellt sich die Frage nach weiteren möglichen Gründen für die bevorzugte Besiedlung einer Baumart. Da die Ausbreitung von *U. filipendula* in erster Linie vegetativ über Verbreitung von Isidien und Thallusbruchstücken vor sich geht (vgl. JAHNS 1979), dürften auch die Oberflächenstruktur und mikroklimatische Charakteristika (u. a. Wasserkapazität) der Borke entscheidend für die Ansiedlungsmöglichkeiten sein (vgl. MÜLLER 1981). Die tiefrissige, rauhe Oberfläche der Eiche würde diesen Bedingungen besser genügen als beispielsweise die glatte Oberfläche der Buche. Auch der Grad des Abblätterns von Borkenteilen ist für die langhängende, nur mit Hilfe der Haftscheibe befestigten *U. filipendula* von Bedeutung (sehr häufig wurden nach Stürmen große Mengen heruntergefallener Thalli gefunden). Dies ist vielleicht auch eine Erklärung dafür, weshalb die rasch abschuppende Borke der Kiefer niemals besiedelt war. Die Beschaffenheit der Borke kann durchaus auch als Erklärung für die aus Abb. 9 klar hervorgehende bevorzugte Besiedlung alter Bäume dienen.

Möglicherweise bietet die meist glatte, schnell wachsende und sich schnell erneuernde Borke junger Bäume unzureichende Voraussetzungen für die Besiedlung und das Wachstum der Flechten (vgl. CARLIN & SWAHN 1977). Inwiefern die bereits bei den Baumarten diskutierten chemischen (z. B. pH-Wert, Nährstoffgehalt) oder physikalischen (z. B. Leitfähigkeit, Wasserkapazität) Faktoren eine Rolle spielen, müßte für die Bartflechten mit Hilfe ökophysiologischer Untersuchungen gesondert überprüft werden.

Daß das Flechtenwachstum nicht einem einzigen – wenn auch essentiellen - Einflußfaktor gehorcht, liegt nahe und sollte bei flechtenökologischen Untersuchungen nie außer acht gelassen werden. So gilt auch für die bisher dargelegten ökologischen Ursachen und Wirkungen, daß sie immer relativierend im Kontext synergistischen Zusammenwirkens aller in Frage kommenden Standortfaktoren zu beurteilen sind. Gleiches gilt auch für das im folgenden diskutierte photophytische Verhalten, das von den meisten Autoren für *U. filipendula* konstatiert wird (z. B. WIRTH 1974, 1995a: mäßig bis ziemlich photophytisch, BIBINGER 1970: +/- photophil). Die untersuchten *U. filipendula*-Standorte bestätigen diese Einschätzung. Der höhere Lichtgenuß an lichtoffenen Grenzstrukturen innerhalb geschlossener Wälder, der überwiegend große Abstand der Phorophyten zu umstehenden Nachbarbäumen, die bevorzugte Besiedlung der Lichtholzart Eiche sowie die Besiedlung von Buchen am Rande von Verjüngungs- und Femelgruppen lassen auf den dominierenden Einfluß des Lichtfaktors schließen. Gleichwohl findet man *U. filipendula* sehr selten an Südhängen, an lichtoffenen exponierten Stellen oder in großflächig durch Kahlschlag- oder Schirmschlagverjüngung aufgelichteten Wäldern; ein Umstand, der vermutlich auf begrenzende interaktive Einflüsse anderer Faktoren – insbesondere des Wasserfaktors – zurückgeführt werden muß.

Aus dem im Gelände gewonnenen Eindruck sowie aus Ergebnisdaten geht hervor, daß *U. florida* gegenüber *U. filipendula* eine kleinere ökologische Amplitude aufweist. In vielen Fällen trifft man auf eine spärliche, aus wenigen oft sterilen Thalli bestehenden *U. florida*-Besiedlung. Übereinstimmend mit Literaturangaben (BIBINGER 1970, WIRTH 1974, 1995a) konzentriert sich der Bewuchs auf die höheren Baumzonen, insbesondere horizontaler Äste freistehender oder sehr locker stehender Laubbäume, was vermutlich mit höheren Ansprüchen an den Lichtfaktor erklärt werden kann (s. a. WIRTH 1974). Auch die Bandbreite potentieller Trägerbaumarten scheint bei *U. florida* geringer zu sein als bei *U. filipendula*. Die von CLERC (1984) für *U. florida* in Mitteleuropa beschriebene Präferenz für die Buche als Phorophyten, kann aufgrund der Ergebnisse im Spessart nicht bestätigt werden. Dies ist möglicherweise auf die in suboptimalen Gebieten stattfindende Verschiebung ökologischer Ansprüche zurückzuführen. Die bevorzugte Besiedlung der Eiche in niederen Lagen wird auch von WIRTH (1995a) angeführt. Auffällig ist die gegenüber *U. filipendula* distinktere Verbreitung von *U. florida*. So finden sich nur sehr wenige Standorte in höheren Lagen als 300 m und die Besiedlung beschränkt sich ausschließlich auf die tieferen Hangbereiche. Im Zusammenhang mit der be-

vorzugten Lokalisierung in der Nähe von Gewässern spiegelt sich hierin der hygrophytische Charakter dieser Art, dem in kollinen Lagen offensichtlich wesentlich größere Bedeutung zukommt (WIRTH 1974) als in montanen und submontanen Lagen, wo laut WIRTH (1974, 1995a) der Verbreitungsschwerpunkt anzusetzen ist.

Danksagung

An erster Stelle sei Herrn Prof. Dr. O. L. Lange genannt, der die Arbeit als ehemaliger Lehrstuhlinhaber der Universität Würzburg ermöglichte und deren Publikation beständig forcierte. Für seine wertvollen Anregungen und seine Gastfreundschaft danken wir dem ehemaligen Leiter der Außenstation des Forschungsinstituts Senckenberg bei Biebergemünd, Herrn Dr. D. Mollenhauer. Zu Dank verpflichtet sind wir außerdem Ph. Clerc (Genf) für die Nachbestimmung zahlreicher Proben; W. Fleder (Oberforstdirektion Würzburg) und Ch. Binnewies (Forstamt Bieber). Die Untersuchungen wurden von der Cassebeergesellschaft (Biebergemünd) unterstützt.

Key Words: *Usnea*, *Bryoria*, Bartflechten, Verbreitungstypen, Re-Invasion, Populationsdynamik, Bartflechtenökologie, Spessart, Waldbau, Luftschadstoffe

Zusammenfassung

Die Bartflechtenflora des Hochspessarts und seiner Randgebiete wurde arealkundlich bearbeitet und anhand von Verbreitungskarten dokumentiert. Insgesamt konnten sechs *Usnea*-Arten und eine *Bryoria*-Art nachgewiesen werden – darunter eine Neuentdeckung (*Usnea glabrescens*) und zwei Wiederentdeckungen nach 1954 (*Usnea fulvoreagens*, *Bryoria fuscescens*).

Die Entwicklung der *Usnea*-Vegetation von 1977 bis 1995 konnte anhand publizierter Kartierungen für einige Arten analysiert werden. Der Artenreichtum der Gruppe verdoppelte sich gegenüber 1977. Populationen von *U. filipendula* und *U. florida* erfuhren deutliche Zunahmen ihrer Abundanzen und massive Ausdehnungen ihrer Areale, was auf eine Wiederbesiedlung des Gebietes schließen läßt. *U. hirta* hingegen wurde im Gebiet weniger häufig gefunden.

Wie Untersuchungen des *Usnea*-Verbreitungsmusters ergaben, siedeln Bartflechten im Gebiet vornehmlich östlich, d. h. in Lee-Lagen der N-S-verlaufenden Hauptwasserscheide des Spessarts. Für *U. filipendula* ließen sich Habitatpräferenzen für Bestandesränder und forstliche Verjüngungskerne feststellen. Sowohl *U. filipendula* als auch *U. florida* siedelten überwiegend auf alten Laubbäumen (> 120 J.). Zur Erklärung der Verbreitungsmuster wird die Bedeutung immissionsökologischer Faktoren und waldbaulicher Maßnahmen diskutiert.

Summary

Distribution and composition of the beard lichen flora in the Spessart midlands (Germany) and its periphery was studied and mapped. A total of six *Usnea* and one *Bryoria* species were documented. One species (*Usnea glabrescens*) was new to the area and two were rediscovered after 1954 (*Usnea fulvoreagens*, *Bryoria fuscescens*).

Changes of the *Usnea* vegetation from 1977 to 1995 were analyzed by means of published mappings for several species. Species richness of beard lichens was twice as high than before. Populations of *U. filipendula* and *U. subfloridana* revealed increasing abundances and a considerable expansion of their distribution range, thus indicating a recolonization of the area. In contrast *U. hirta* was less abundant than described in 1977.

The distribution pattern of *Usnea* species was characterized by a leeward colonization, i. e. east of the N-S running watershed of the Spessart midland. *U. filipendula* showed habitat preferences along forest edges and regeneration gaps. Both, *U. filipendula* and *U. florida* were predominant on old deciduous trees (> 120 years). To explain this distribution pattern, air pollution and forest management types are discussed as potential causes.

Literatur

ARBEITSKREIS STANDORTSKARTIERUNG IN DER ARBEITSGEMEINSCHAFT FORSTEINRICHTUNG – 1985 – Forstliche Wuchsgebiete und Wuchsbezirke in der Bundesrepublik Deutschland. Münster-Hiltrup.

BAYRISCHES LANDESAMT FÜR UMWELTSCHUTZ – 1980-1991 – Lufthygienischer Jahresbericht 1979, 1980, 1981, 1982, 1983, 1984, 1985, 1987, 1988, 1989, 1990, 1996.

BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1981 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 6022-Rothenbuch. München.

BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1982 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 6122-Bischbrunn. München.

BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1983a – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5921-Schöllkrippen. München.

BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1983b – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5923-Rieneck. München.

BAYRISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1987 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5922-Frammersbach. München.

BARKMAN, J. J. – 1958 – Phytosociology and Ecology of cryptogamic epiphytes. Assen.

BEHR, O. – 1957 – Die Flechten des Spessarts. Teil I II III. – Nachr. Naturw. Mus. Stadt Aschaffenburg **55**: 1-79, **56**: 1-86, **57**: 1-74.

BIBINGER, H. – 1970 – Soziologische Gliederung der Bartflechtenreichen Epiphytenvereine des Südschwarzwaldes. – Herzogia **2**: 1-24.

CARLIN, G. & U. SWAHN – 1977 – De svenska *Usnea*-arterna. – Svensk Tidskr. **71**: 89-100.

CLERC, P. – 1984 – Contribution a la revision de la systematique des *Usnees* (Ascomycotina, *Usnea*) d'Europe I. – *Usnea florida* (L.) Wigg. emend. Clerc. – Cryptogamie, Bryol. Lichenol. **5**: 333- 360.

DE WIT, T. – 1976 – Flechtenverbreitung in den Niederlanden und ihre Abhängigkeit von der Luftverunreinigung. – Schr.-R. f. Vegetationskunde **10**: 169-176.

FOLLMANN, G. – 1974 – Nordhessische Flechtengesellschaften II – Das *Pseudevernietum furfuraceae* (HIL.) Ochsn. – Hess. florist. Briefe **23**: 40-47.

FREY, E. – 1952 – Die Flechtenflora und Vegetation des Nationalparks im Unterengadin. – Ergebn. Wiss. Unters. d. Schweiz. Nationalparks **3** (N.F): 361-503.

GEIGER, R. – 1961 – Das Klima der bodennahen Luftschicht. Ein Lehrbuch der Mikroklimatologie.

GILBERT, O. L. – 1965 – Lichens as indicators of air pollution in the Tyne Valley. – Ecology and the Industrial Society 35-47, Oxford.

GILBERT, O. L. – 1970 – A biological scale for the estimation of sulphur dioxide pollution. – New Phytol. **69**: 29-634.

GRUMMANN, V. – 1963 – Catalogus Lichenum Germaniae. – Ein systematisch-floristischer Katalog der Flechten Deutschlands. 208 S. Stuttgart.

HAUCK, M. – 1992 – Rote Liste der gefährdeten Flechten in Niedersachsen und Bremen. – Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen **12**:1-44.

HEIBEL, E., B. MIES & G. B. FEIGE – 1999 – Rote Liste der gefährdeten Flechten (Lichinisierte Ascomyceten) in Nordrhein-Westfalen. LÖBF-Schr.-R. **17**: 225-258.

HAWKSWORTH, D. L. & P. M. MCMANUS – 1989 – Lichen recolonization in London under conditions of rapidly falling sulphur dioxide levels, and the concept of zone skipping. – Bot. J. Linn. Soc. **100**: 99-109.

HAWKSWORTH, D. L. & F. ROSE – 1970 – Qualitative Scale for estimating Sulphur Dioxide Air Pollution in England and Wales using Epiphytic lichens. – Nature **227**: 145-148.

HESSISCHE LANDESANSTALT FÜR UMWELT – 1990 – Waldbelastungen durch Immissionen (wdl); Immissionserfassung-, 4. Zwischenbericht. – Schr.-R. Umweltplanung, Arbeits- und Umweltschutz **97**.

HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1986 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5821-Bieber. Wiesbaden.

HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1987 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5722-Salmünster. Wiesbaden.

HESSISCHES LANDESVERMESSUNGSAMT – 1988 – Topographische Karte 1:25 000. Blatt 5822-Wiesen. Wiesbaden.

HEUPLER , H. – 1974 – Statistische Auswertung von Punktrasterkarten der Gefäßpflanzenflora Süd-Niedersachsens. – Scripta Geobot. **8**: 141 S.

JACOBSEN, P. – 1992 – Flechten in Schleswig-Holstein: Bestand, Gefährdung und Bedeutung als Bioindikatoren. – Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg **42**: 234 S.

JAHNS, H. M. – 1979 – Die Neubesiedlung von Baumrinde durch Flechten II-III. Die Vermehrung der Flechte *Usnea filipendula* durch Isidien. – Natur und Museum **109**: 88-94.

JAMES, P. – 1982 – Lichens and air pollution. – British Museum (Natural History) and BP Educational Services.

JOHN, V. – 1986 – Verbreitungstypen von Flechten im Saarland. – Aus Natur und Landschaft im Saarland Abh. Delattinia **15**: 170 S.

JOHN, V. – 1990 – Atlas der Flechten in Rheinland-Pfalz. – Beiträge Landespflege Rheinland-Pfalz **13a**: 1-276 (Teil 1) und **13b**: 1-272 (Teil 2).

JÜRGING, P. – 1975 – Epiphytische Flechten als Bioindikatoren der Luftverunreinigung. –Bibliotheca Lichenologica **4**: 164 S.

KANDLER, O. & J. POELT – 1984 – Wiederbesiedlung der Innenstadt von München durch Flechten. – Naturwissenschaftliche Rundschau **37**: 90-85.

KÜMMERLING, H. – 1991 – Zur Kenntnis der Flechtenflora am Hohen Meißner und in seinem Vorland (Hessen) unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale. – Bibliotheca Lichenologica **41**: 315 S.

LINDERS, H. L. – 1990 – Die Verwendung epiphytischer Flechten als Bioindikatoren in der Landschaftsplanung dargestellt am Beispiel des Landkreises Hildesheim. – Natur und Landschaft **65**: 533-538.

MACHER, M. & L. STEUBING – 1984 – Flechten und Waldschäden im Nationalpark Bayerischer Wald. – Beitr. Biol. Pflanzen **59**: 191-204.

MEINUNGER, L. – 1993 – Rote Liste der Flechten (Lichenes) Thüringens. – Naturschutzreport **5**: 170-187.

MOLLENHAUER, D. – 1984 – Natur- und Kulturgeschichte des Spessart. – Vortragsreihe für die Abteilung „Sport und Freizeit“ des Main-Kinzig-Kreises.

MÜLLER, J. – 1981 – Experimentell-ökologische Untersuchungen zum Flechtenvorkommen auf Bäumen an naturnahen Standorten. – Hochschulsammlung Naturwissenschaft. Biologie **14**: 328 S.

NYLANDER, M. W. – 1866 – Les liches du jardin du Luxembourg. – Bull. De La Soc. Bot. De France **13**: 364-371.

PURVIS, W. – 2000 – Lichens. 112 S., London.

RABE, R. & H. WIEGEL – 1985 – Wiederbesiedlung des Ruhrgebiets durch Flechten zeigt Verbesserung der Luftqualität an. – Staub Reinhaltung der Luft **45**: 124-126.

RITSCHEL, G. A. – 1977 – Verbreitung und Soziologie epiphytischer Flechten in Nordwestbayern. – Bibliotheca Lichenologica **7**: 192 S.

ROSE, C. I. & D. HAWKSWORTH – 1981 – L. Lichen recolonization in London´s cleaner air. – Nature **23**: 71-77.

SAUER, E. – 1978 – Stand der Gefäßpflanzen - Kartierung im östlichen Saarland. – Abh. Arb. Gem. Tier.- u. Pfl. geogr. Heimatforsch. Saarland **8**: 83-99.

SEAWARD, M. R. D. – 1997 – Urban deserts bloom: a lichen renaissance. – In: KAPPEN, L., editor. New species and novel aspects in Ecology and Physiology of Lichens. Berlin, Stuttgart. 297-309.

SEAWARD, M. R. D. & M.-A. LETROUIT-GALINOU – 1991 – Lichen recolonization of trees in the Jardin du Luxembourg, Paris. – Lichenologist. **23**: 181-186.

SERNANDER, R. – 1926 – Stockholms Natur. Uppsala.

SCHINDLER, H. & H. BIBINGER – 1987 – Die höheren Flechten des Nordschwarzwaldes – 4. Die Gattung *Usnea*. – Carolinea **45**: 77-88.

SCHÖLLER, H. – 1997 – Rote Liste der Flechten Hessens. In: HESS. MINISTERIUM DES INNEREN UND FÜR LANDWIRTSCHAFT, FORSTEN UND NATURSCHUTZ (Hrsg.): Rote Liste der Pflanzen und Tiere Hessens. 76 S. Wiesbaden.

SCHOLZ, P. – 1991 – Untersuchungen zur Flechtenflora des Harzes. – Diss. Univ. Halle: 125 S., Halle.

SHOWMAN, R. E. – 1998 – Continuing lichen recolonization in the upper Ohio River valley. – The Bryologist. **100**: 478-481.

TÜRK, R., & V. WIRTH – 1975 – Der Einfluß des Wasserzustandes und des pH-Wertes auf die SO_2-Schädigung von Flechten. – Verh. Ges. Ökologie **4-5**: 167-172.

TÜRK, R., V. WIRTH & O. L. LANGE – 1974 – CO_2-Gaswechsel Untersuchungen zur SO_2-Resistenz von Flechten. – Oecologia **15**: 33-64.

WILMANNS, O. – 1962 – Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. – Beitr. Naturkundl. Forsch. Südwestdeutschland **21**: 87-164.

WIRTH, R. – 1992 – Die Flechtengattung *Usnea* im Hochspessart – Verbreitungstypen, morphologisch-anatomische und chemische Charakterisierung der Arten. – Diplarb. Univ. Würzburg. 153 S. Würzburg.

WIRTH, V. – 1972 – Die Silikatflechtengemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. – Diss. Bot. **17**: 325.

WIRTH, V. – 1974 – Die Flechten des Südschwarzwaldes – Ein ökologisch orientierter Florenkatalog. – Beitr. Naturkundl. Forsch. Südwestdeutschland **33**: 81-101.

WIRTH, V. – 1976 – Veränderungen der Flechtenflora und Flechtenvegetation in der Bundesrepublik Deutschland. – Schr. R. Vegetationskunde **10**: 177-202.

WIRTH, V. – 1978 – Die Kartierung der Flechten in Baden-Württemberg und ihr Beitrag zum Schutz von Arten und Biotopen. – Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg **11**: 135-154.

WIRTH, V. – 1995a – Flechtenflora. 661 S. Stuttgart.

WIRTH, V. – 1995b – Die Flechten Baden-Württembergs. – Teil 1 & 2. – 1006 S. Stuttgart.

WIRTH, V. & M. FUCHS – 1980 – Zur Veränderung der Flechtenflora in Bayern. Forderungen und Möglichkeiten des Artenschutzes. – Schr.-R. Naturschutz und Landschaftspflege **12**: 29-43.

WIRTH, V. & R. TÜRK – 1972 – Über die SO_2-Resistenz von Flechten und die mit ihr interferierenden Faktoren. – Verh. Ges. Ökologie **4-5**: 173-179.

WIRTH, V., H. SCHÖLLER, P. SCHOLZ, G. ERNST, T. FEURER, A. GNÜCHTEL, M. HAUCK, P. JACOBSEN, V. JOHN & B. LITTERSKI – 1996 – Rote Liste der Flechten (Lichenes) der Bundesrepublik Deutschland. – Schr.-R. f. Vegetationskunde **28**: 307-368.