

# **Komplexe Interaktionsmuster und die Dynamik von Entwicklungsprozessen in Flechtenökosystemen**

Inaugural-Dissertation  
zur  
Erlangung des Doktorgrades der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

vorgelegt von  
**Gertrud Maria Schaper**  
aus Heinsberg

Düsseldorf  
2003

Gedruckt mit der Genehmigung der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf

1. Gutachter: Prof. Dr. H.M. Jahns
2. Gutachter: Prof. Dr. S. Ott
3. Gutachter: Prof. Dr. Th. Lumbsch

Tag der mündlichen Prüfung: 8.12.2003

# Inhaltsverzeichnis

<b>I. Allgemeine Einleitung</b>	<b>1</b>
<b>II. Die xerophile Flechtengesellschaft auf der Karstalvar auf Gotland (Schweden)</b>	
<b>II. 1 Einleitung</b>	<b>4</b>
<b>II. 2 Material und Methoden</b>	<b>8</b>
II. 2.1 Material	8
II. 2.2 Methoden	8
II. 2.2.1 Vorbereitungen für die Kulturversuche	8
II. 2.2.2 Durchführung der Kulturversuche	9
II. 2.2.2.1 Auswahl der Untersuchungsgebiete	9
II. 2.2.2.2 Präparation der Primärversuche	9
II. 2.2.2.3 Präparation der Interaktionsversuche	11
II. 2.2.3 Auswertung der Proben	12
<b>II. 3 Untersuchungsgebiete im Freiland</b>	<b>14</b>
II. 3.1 Gotland	14
II. 3.1.1 Standortbeschreibung – die Karstalvar bei Ardre	15
II. 3.1.2 Die Kleinstandorte der Kulturexperimente	17
II. 3.2 Das Neandertal	19
II. 3.2.1 Allgemeine Beschreibung des Untersuchungsgebietes – Lage und Klima	19
II. 3.2.2 Das Versuchsgelände im Neandertal	20
<b>II. 4. Ergebnisse – Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft</b>	<b>21</b>
II. 4.1 Die Arten der xerophilen Flechtengesellschaft	21
II. 4.2. Die Kulturversuche auf Gotland	23
II. 4.2.1 Die primären Entwicklungsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i>	23
II. 4.2.2 Die Interaktionsversuche mit den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft	34
II. 4.2.2.1 <i>Placynthium nigrum</i>	34
II. 4.2.2.2 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Collema cristatum</i>	35
II. 4.2.2.3 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Synalissa symphorea</i>	38
II. 4.2.2.4 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Lecidea lurida</i>	42
II. 4.2.2.5 <i>Placynthium nigrum</i> , <i>Collema cristatum</i> , <i>Synalissa symphorea</i> und <i>Lecidea lurida</i>	46

II. 4.3 Die Kulturversuche im Neandertal	52
II. 4.3.1 Die Primärversuche mit <i>Placynthium nigrum</i>	52
II. 4.3.2 Interaktionsversuche mit verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft	56
II. 4.3.2.1 <i>Placynthium nigrum</i>	57
II. 4.3.2.2 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Collema cristatum</i>	57
II. 4.3.2.3 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Synalissa symphorea</i>	60
II. 4.3.2.4 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Lecidea lurida</i>	60
II. 4.4 Kulturversuche im Labor	63
II. 4.4.1 Die primären Entwicklungsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i>	63
II. 4.4.2 Interaktionsversuche mit den Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft	66
II. 4.4.2.1 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Collema cristatum</i>	66
II. 4.4.2.2 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Synalissa symphorea</i>	67
II. 4.4.2.3 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Lecidea lurida</i>	67
II. 4.5 Der Vergleich der Kulturergebnisse – eine Gegenüberstellung der Entwicklungstendenzen in Abhängigkeit der Kulturzeit und des Untersuchungsstandortes	71
II. 4.5.1 Der Einfluss der Jahreszeiten	71
II. 4.5.2 Der Einfluss des Untersuchungsgebietes	72
II. 4.5.2.1 Primärversuche mit <i>Placynthium nigrum</i>	73
II. 4.5.2.2 Interaktionsversuche mit <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Collema cristatum</i>	75
II. 4.5.2.3 Interaktionsversuche mit <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Synalissa symphorea</i>	77
II. 4.5.2.4 Interaktionsversuche mit <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Lecidea lurida</i>	79
<b>II. 5. Diskussion – Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft</b>	<b>81</b>
II. 5.1 Das vertikale Besiedlungsmodell der xerophilen Flechtengesellschaft	81
II. 5.2 Primärversuche – allgemeine Entwicklungsprozesse von <i>Placynthium nigrum</i> auf Gotland, im Neandertal und unter artifiziellen Laborbedingungen	83
II. 5.2.1 Regenerationsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i>	83
II. 5.2.1.1 Regeneration von <i>Placynthium nigrum</i> am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland	84
II. 5.2.1.2 Regeneration von <i>Placynthium nigrum</i> im Neandertal	86
II. 5.2.1.3 Regeneration von <i>Placynthium nigrum</i> in der Klimakammer im Labor	87

II. 5.2.2 Wachstumsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i>	88
II. 5.2.2.1 Wachstumsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i> am natürlichen Standort	88
II. 5.2.2.2 Wachstumsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i> im Neandertal	90
II. 5.2.2.3 Wachstumsprozesse bei <i>Placynthium nigrum</i> in der Klimakammer im Labor	91
II. 5.2.3 Ansiedlungsprozesse von <i>Placynthium nigrum</i>	92
II. 5.2.3.1 Ansiedlungsprozesse von <i>Placynthium nigrum</i> am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland	93
II. 5.2.3.2 Ansiedlungsprozesse von <i>Placynthium nigrum</i> im Neandertal	97
II. 5.2.3.3 Ansiedlungsprozesse von <i>Placynthium nigrum</i> in der Klimakammer im Labor	98
II. 5.3 Interaktionsversuche – die Ausbildung intra- und interspezifischer Interaktionsmuster innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft unter Kulturbedingungen	100
II. 5.3.1 Adaptionsprozesse der einzelnen Flechtenvertreter an unterschiedliche Kulturbedingungen	100
II. 5.3.1.1 Die Adaption der Blaualgenflechte <i>Collema cristatum</i>	101
II. 5.3.1.2 Die Adaption der Blaualgenflechte <i>Synalissa symphorea</i>	106
II. 5.3.1.3 Die Adaption der Grünalgenflechte <i>Lecidea lurida</i>	110
II. 5.3.2 Die Interaktionsmuster zwischen <i>Placynthium nigrum</i> und den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft	114
II. 5.3.2.1 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Collema cristatum</i>	115
II. 5.3.2.2 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Synalissa symphorea</i>	120
II. 5.3.2.3 <i>Placynthium nigrum</i> und <i>Lecidea lurida</i>	123
II. 5.3.2.4 <i>Placynthium nigrum</i> , <i>Collema cristatum</i> , <i>Synalissa symphorea</i> und <i>Lecidea lurida</i>	126
II. 5.4 Der Einfluss der Kulturbedingungen auf die Entwicklung des Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft	127
II. 5.4.1 Der Einfluss der Untersuchungsgebiete auf den Kulturverlauf	128
II. 5.4.1.1 Umweltbelastung	128
II. 5.4.1.2 Meso- und mikroklimatische Faktoren	130
II. 5.4.1.3 Die artifiziellen Laborbedingungen	133
II. 5.4.1.4 Konkurrenz	134
II. 5.5 Der Einfluss der Jahreszeiten auf den Kulturverlauf	136
II. 5.6 Die Dynamik und Plastizität, das Potential und die Etablierung der xerophilen Flechtengesellschaft	137

**III. Die Komplexität der inter- und intraspezifischen Interaktionen im Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“**

<b>III. 1 Einleitung</b>	<b>139</b>
<b>III. 2 Material und Methoden</b>	<b>145</b>
III. 2.1 Material	145
III. 2.1.1 Flechtenmaterial	145
III. 2.1.2 Verbrauchsmaterial	147
III. 2.2 Methoden	147
III. 2.2.1 Photobiontenkulturen	147
III. 2.2.2 Sporulationsversuche mit <i>Fulgensia bracteata</i>	147
III. 2.2.3 Selektivitätsversuche mit <i>Fulgensia bracteata</i>	147
III. 2.2.4 Molekularbiologische Analyse der Photobionten	148
<b>III. 3 Ergebnisse– Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechten- gesellschaft“</b>	<b>151</b>
III. 3.1 Kulturversuche mit den Arten der „Bunten Erdflechten- gesellschaft“	151
III. 3.1.1 Sporulationsversuche mit dem Mycobionten von <i>Fulgensia bracteata</i>	151
III. 3.1.2 Photobiontenkulturen	152
III. 3.1.2.1 Qualitativer Vergleich der Wachstumsrate und des morphologischen Erscheinungsbildes	152
III. 3.1.3 Versuche zur Selektivität des Mycobionten <i>Fulgensia             bracteata</i> mit verschiedenen Photobionten	153
III. 3.2 Molekulare Analyse der Photobiontenzusammensetzung innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft auf Gotland	160
III. 3.2.1 Analyse der Photobiontenkulturen	160
III. 3.2.2 Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechten- gesellschaft“ entlang eines Transektes auf Gotland	164
<b>III. 4 Diskussion – Die „Bunte Erdflechtengesellschaft</b>	<b>176</b>
III. 4.1 Kulturversuche mit den Vertretern der „Bunten Erdflechten- gesellschaft“	176
III. 4.1.1 Das Sporulationsverhalten von <i>Fulgensia bracteata</i>	176
III. 4.1.2 Die Photobiontenkulturen – ein qualitativer Vergleich des morphologischen Erscheinungsbildes und der Wachstumsrate	177
III. 4.1.3 Die graduelle Selektivität von <i>Fulgensia bracteata</i> hinsichtlich verschiedener Photobionten	179
III. 4.1.4 Korrelationen zwischen den Ergebnissen der Selektivitäts- versuche und den allgemeinen Beobachtungen im Freiland	185
III. 4.2 Molekularbiologische Untersuchungen zur Photobiontendiversität in der Bunten Erdflechtengesellschaft“	186

<b>IV. Zusammenfassung</b>	<b>191</b>
<b>V. Literaturverzeichnis</b>	<b>199</b>
<b>VI. Anhang</b>	<b>209</b>

**Ergebnisse dieser Arbeit wurden in folgenden Beiträgen veröffentlicht:**

Publikation:

SCHAPER, T & OTT, S 2003: Photobiont Selectivity and Interspecific Interactions in Lichen Communities. I. Culture Experiments with the Mycobiont *Fulgensia bracteata*. *Plant Biology* 5 (4): 441- 450.

Vorträge:

DE VERA, J.P., SCHAPER, T & OTT, S. 2000: Interaction and colonization strategies of lichens of the gravel alvar (Gotland). In: Book of Abstracts from the Fourth IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium. Universität de Barcelona, Barcelona, Spain. pp. 69.

SCHAPER, T & OTT, S. 2002: Gradual selectivity and parasitism in symbionts – molecular data and culture experiments verify morphological experiments. In: Abstractband der Botanikertagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i.Br. pp. 309.

SCHAPER, T & OTT, S. 2003: Symbiotic interactions and selectivity of the Mycobiont *Fulgensia bracteata* toward a variety of photobionts in a lichen community. In: Schedule and Abstracts from the Fourth International Symbiosis Society Congress, Saint Mary's University, Halifax. pp. 51.

Poster:

SCHAPER, T. & JAHNS, H.M. 2000: Complex interactions in the lichen assoziation on the rock alvar of Gotland (Sweden). Poster presentation. In: Abstracts from the Fourth IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millenium. Universitat de Barcelona, Barcelona, Spain. pp. 80.

SCHAPER, T., BECK, A. & OTT, S 2002: Correlation of parasitism and gradual selectivity between lichen bionts – molecular data and culture experiments verify morphological observations. In: Book of Abstracts from the 7.th International Mycological Congress (IMC 7), Oslo. pp. 356

## Abkürzungen

bp	Basenpaare
DNA	Desoxyribonucleinsäure
ds	doppelsträngig
ITS	intertranskriptive Spacer
LSU	große Untereinheit (large subunit)
MBV	mineralisches Basalmedium nach Bischoff & Bold mit Vitaminzugabe
mt	mitochondrial
MY	Malz-Hefe-Extrakt
nu	nucleär
PPFD	Photosynthetische Photonendichte [ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ]
PCR	Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction)
rDNA	ribosomale Desoxyribonucleinsäure
REM	Rasterelektronenmikroskop
TOM	Trebouxia-Organic-Medium

## I. Allgemeine Einleitung

Interaktive Assoziationen zwischen Organismen bilden die Voraussetzung für viele komplexe evolutive Prozesse. Das Spektrum reicht von lockeren Beziehungen innerhalb eines Ökosystems über die verschiedensten symbiotischen Gemeinschaften (Zook 1999), einschließlich der endosymbiotischen Entstehung eukaryotischer Organellen (Race et al. 1999; Martin et al. 1998; Melkonian 2001), bis hin zur Symbiose, wie sie bei den Flechten zu finden ist (Poelt 1977; Lawrey 1991). Flechten gelten als Musterbeispiel und Modellsystem einer Symbiose im klassischen Sinn (Hawksworth 1988; Honegger 1998). Die Flechtensymbiose ist das Ergebnis eines langen co-evolutionären Prozesses von Pilzen (Mycobiont), meist Ascomyceten, und fotosynthetisch aktiven Grün- und/oder Blaualgen (Photobionten). Da die lichenisierten Pilze und Photobionten einer Vielzahl taxonomischer Gruppen angehören, wird gefolgert, dass die Flechten polyphyletischen Ursprungs sind. (Hawksworth 1973, 1988; Henssen und Jahns 1973; James & Henssen 1976; Lutzoni et al. 2001; Santesson 1967; Smith 1975). Von besonderem Interesse ist vor allem die Fähigkeit der Bionten, unter Extrembedingungen existieren zu können, wofür ein bestimmter Mycobiont in interaktiver Assoziation mit einem bestimmten Photobiontenpartner spezielle Leistungen erbringen muss (Lange 1954; 1969; Lange et al. 1986, 1996; Kappen 1988, 2000; Kappen et al 1987, 1991; Schroeter et al. 1994; Sojo et al. 1996).

In der klassischen Sichtweise der Lichenologie wurde die Flechtensymbiose als simple Assoziation zwischen einem Pilz und einer Alge beschrieben. Es ist jedoch seit längerem bekannt, dass in einer solchen Symbiose häufig mehr als zwei Organismen miteinander vergesellschaftet sein können (Hawksworth 1988; Henssen & Jahns 1974; Poelt & Doppelbauer 1956). So bilden sich vielfältige Assoziationsformen, bei denen die Intensität der Kontakte der beteiligten Partner graduell abgestuft sind und entweder nur temporär bestehen oder aber von dauerhafter Natur sein können. Häufig bilden sich Kontaktformen zwischen Bionten, die nur auf eine kurze Phase des Lebenszyklus beschränkt sind, (Ott & Scheidegger 1992) oder Bionten bilden Parasymbiosen, wobei eine Algenart mit gleichzeitig zwei unterschiedlichen Pilzpartnern vergesellschaftet ist. Zu den dauerhaft etablierten multiplen Assoziationen gehören die Cephalodien. Darunter versteht man spezielle Strukturen in einem Grünalgenthallus, in denen der Mycobiont zusätzlich mit Cyanobakterien assoziiert ist (Fries 1886; Jordan 1970; James & Henssen 1976). Wie komplex das Interaktionsgefüge eines Flechtenthallus sein kann, zeigte sich mit der Entdeckung von Photosymbiodemen (James & Henssen 1976; Renner & Galloway 1982; Ott 1988). Als Photosymbiodeme bezeichnet man morphologisch unterschiedliche Flechtenthalli, die von ein und demselben Mycobionten im Zusammenwirken mit verschiedenen Photobionten (Grünalgen oder Cyanobakterien) gebildet werden. Dieses Phänomen wird als Anpassung an unterschiedliche ökologische Bedingungen, besonders in Bezug auf die Verfügbarkeit von Wasser interpretiert, da Cyanobakterien im Gegensatz zu Grünalgen flüssiges Wasser benötigen, um physiologisch aktiv zu werden (Büdel & Lange 1991). Außerdem wurde mit dieser

Entdeckung deutlich, dass auch die Algen einen morphogenetischen Einfluss auf die Ausbildung des Flechtenthallus haben. Dieses bestätigen Honegger (1991) und Lewis (1991) mit ihren Arbeiten. Armaleo & Clerk (1991) bewiesen molekularbiologisch, dass beide Formen der Photosymbiodeme tatsächlich denselben Mycobionten enthalten.

Der relativ großen Anzahl Flechten bildender Pilze steht eine verhältnismäßig geringe Zahl von Photobionten gegenüber. Es zeigt sich in verschiedenen Arbeiten (Ahmadjian & Jacobs 1981, 1983), dass Pilze und Algen nicht beliebig kombinierbar sind, sondern nur aneinander angepasste Symbionten eine Lichenisierung erreichen. Bei den Pilzen gibt es artspezifische Variationen in Bezug auf die Spezifität oder Selektivität der Partnerwahl. So gibt es Flechtenpilze, die auf eine ganz bestimmte Art von Photobionten angewiesen sind (Galun 1988). Andere dagegen sind nur auf eine Gattung festgelegt oder sind sogar in noch breiterem Rahmen in der Lage eine Symbiose einzugehen (Piercey-Normore & de Priest 2001; Helms et al. 2001; Beck et al 2002; Brinkmann 2003; Romeike et al. 2002). Mycobionten verhalten sich damit graduell selektiv (Galun 1988). Auch eine abgestufte Selektivität ist zu beobachten, bei der Übergänge von symbiotischen Kontakten bis zur lockeren Assoziation mit Fremdalgen auftreten. Grundsätzlich sollte jedoch festgehalten werden, dass Fremdalgen in der Regel von Haustorien des Mycobionten durchdrungen und abgetötet (parasitiert) werden.

Dass es multiple, in ihrer Intensität stark abgestufte Kontaktformen der Bionten innerhalb einer einzigen Flechtenart geben kann, ist bekannt. Neben der Interaktion multipler Partner innerhalb einer Flechte gibt es auch einen wichtigen Bereich zwischen artlichen Beziehungen bei Flechten, Pilzen und Algen. Dieses Phänomen ist insbesondere in Flechtengesellschaften zu beobachten, in denen verschiedene Flechtenarten Standorte in sogenannten Mikro-Ökosystemen besiedeln. Hier herrscht ein Fließgleichgewicht zwischen den Partnern, durch das beteiligte Individuen geschädigt, das gesamte System aber mit seinen assoziierten Arten gefördert wird. Derartige Interaktionssysteme sind aus verschiedenen Ökosystemen bekannt wie z.B. epiphytischen Flechtengesellschaften oder von *Ochrolechia frigida* im Hochgebirge und der maritimen Antarktis (Gassmann & Ott 2000; Ott et al. 2000; Romeike 2002). Die umfassendsten Ergebnisse liegen allerdings für die Karst- und Kiesalvar der baltischen Insel Gotland in Schweden vor. Die hier vorkommenden Ökosysteme wurden bereits mikroklimatisch charakterisiert sowie kartiert und komplexe Zusammenhänge der Interaktionssysteme morphologisch-anatomisch an Material vom natürlichen Standort untersucht (Ott et al. 1995, 1996, 1997a&b, de Vera 2000). Die Interaktionsmuster innerhalb dieser Assoziationsgemeinschaften sind von Abstufungen symbiotischen bis parasitischen Kontaktes der beteiligten Flechtenarten geprägt.

Die Etablierung und Differenzierung der Flechtengemeinschaften unterschiedlicher Standorte sowie ihre zeitliche und assoziative Dynamik zeigen, dass es eine reich differenzierte Abstufung der Selektivität des Mycobionten in Bezug auf den Photobionten geben muss. Die nahe liegendste Arbeitshypothese für die Grundlage der hier vorherrschenden Dynamik ist, dass eine temporäre Lockerung des Symbiosekontaktes der Bionten an ihrem natürlichen Standort möglich ist, gefolgt von Relichenisierung in

potentiell unterschiedlichen Kombinationen und abgestuften interspezifischen Kontakten der beteiligten Flechtenarten in einem derartig geschlossenen Mikro-Ökosystem.

Die an dem Freilandmaterial von Gotland gewonnenen Erkenntnisse der inter- und intraspezifischen Interaktionen innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft der Karstalvar sowie der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ der Kiesalvar spiegeln den „Ist-Zustand“ dieser komplexen Mikro-Ökosysteme wider. In der vorliegenden Arbeit dienen beide Flechtengemeinschaften als Modellsystem, in denen im Einzelnen die zur Etablierung der Ökosysteme führenden Entwicklungsabläufe auf unterschiedliche Weise experimentell erarbeitet und analysiert werden können.

Die Arbeit umfasst zwei in sich abgeschlossene Großkapitel, die sich einerseits auf Interaktionen verschiedener Flechtenarten in einem Mikroökosystem und andererseits auf die Partnerwahl von Bionten in den Flechtenarten einer Gesellschaft konzentrieren.

1. Das erste Kapitel umfasst die Untersuchungen zur Dynamik und zum Potential der xerophilen Flechtengesellschaft der Karstalvar von Gotland. Dazu werden vergleichende Kulturexperimente mit verschiedenen Vertretern dieser Flechtenassoziation durchgeführt, die einerseits den Besiedlungsprozess, insbesondere mit seinen Initialstadien, und andererseits den Charakter der komplexen inter – und intraspezifischen Interaktionen aufklären sollen. Um den Einfluss exogener Faktoren auf die Ausbildung der Flechtengemeinschaft im Mikro-Ökosystem zu erfassen, werden die Kulturversuche an verschiedenen Standorten sowie unter artifiziellen Bedingungen im Labor durchgeführt.

2. Das zweite Kapitel befasst sich mit dem System der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf der Kiesalvar von Gotland. Hier wird die Frage der Selektivität und Spezifität der Partnerwahl untersucht. In Kulturversuchen unter standardisierten Bedingungen werden dem Mycobionten der dominierenden Flechte *Fulgensia bracteata* verschiedene Photobionten, isoliert aus den unterschiedlichen Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“, angeboten, um seine Reaktion im Hinblick auf das Selektivitätsverhalten und der Kompatibilität der Bionten zu untersuchen. Um detaillierte Informationen über den Grad der Selektivität des Mycobionten zu erhalten, werden die Photobionten molekularbiologisch charakterisiert. Für ihre Artbestimmung werden die ITS rDNA Genabschnitte (Internal Transcribed Spacer) sequenziert. Frühere Untersuchungen haben gezeigt, dass sich diese Bereiche besonders gut eignen, um die Verwandtschaftsverhältnisse von Grünalgen, insbesondere der Gattung *Trebouxia* zu analysieren (Friedl 1996). Die Untersuchungen zur allgemeinen Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ werden ausgedehnt, indem entlang eines Nord-Süd-Transekt von 150 km an vier verschiedenen Standorten auf der Insel Proben entnommen werden.

## **II. Die xerophile Flechtengesellschaft auf der Karstalvar auf Gotland (Schweden)**

### **II. 1 Einleitung**

Die schwedische Ostseeinsel Gotland in der baltischen See wird durch eine besondere klimatische Situation geprägt, in der sich maritime und kontinentale Faktoren mischen und so zu einer in Europa äußerst seltenen Mischflora führen, die sowohl alpine als auch sub-pontische und sub-ozeanische Elemente enthält.

Eine weitere Besonderheit liegt in der Geologie der Insel. Hier findet man waldlose Kalkheidegebiete mit nackten, kaum verwitterten und offen exponiert anstehenden silurischen Kalkgesteinplatten, die allgemein als Alvar bezeichnet werden. Das hier vorherrschende Vegetationsmosaik ändert sich kleinflächig in Abhängigkeit von Exposition und Neigung, vor allem aber in Abhängigkeit von der Mächtigkeit und chemischen Beschaffenheit des Feinbodens, der die Felsen in unterschiedlicher Dicke bedeckt. So unterscheidet man in den Alvargebieten, die mit offen exponiertem Gestein anstehende, nur von Kryptogamen besiedelte Kalk-/bzw. Karstalvar von der sukzessiv entstandenen Kiesalvar mit Erd- und Steingrusauflage.

Kryptogamen prägen das Vegetationsbild der noch kaum verwitterten und offen anstehenden Felsen der Karstalvar. Als Pioniere besiedeln sie sowohl die Gesteinsoberfläche als auch die Rohböden und schaffen so die Voraussetzung für die Ansiedlung höherer Pflanzen. Insbesondere die Kalk bewohnenden Flechtenvertreter der xerophilen Flechtengesellschaft sowie die intensiven Verwitterungsprozesse tragen zur Gesteinszersetzung und der anschließenden Bodenbildung bei. In den so entstandenen winzigen Löchern und Spalten sammelt sich Feinhumus aus Gesteinspartikeln und abgestorbenem organischen Material, auf dem sich sukzessiv andere Flechtenarten und Moose ansiedeln können. Die Standorte der hier dominierenden charakteristischen xerophilen Flechtengesellschaft werden durch eine besondere Kombination exogener Faktoren geprägt. Xerotherme Bedingungen mit gleichzeitig hoher Luftfeuchtigkeit, verursacht durch die maritime Lage, sind charakteristisch. Ebenso findet man Staunässebereiche, die durch die Topographie des Geländes und durch intensive Niederschläge im Winterhalbjahr entstehen. All diese exogenen Bedingungen beeinflussen die Besiedlung durch Flechten, Moose und Phanerogamen.

Ausführliche Untersuchungen im Gebiet der Karstalvar liegen vor und geben bereits eine Fülle von unterschiedlichen Informationen über die komplexen Zusammenhänge innerhalb dieses Ökosystems (Ott et al. 1996, 1997a, 1997b). Im Gebiet wurden unterschiedliche Vegetationstypen kartiert und anschließend auf ihre floristischen Unterschiede hin überprüft (Ott et al. 1996, 1997a). Die Erfassung der Kryptogamen und Phanerogamen erfolgte mit einheitlicher Abundanz-Dominanz Skala. Die mikroklimatischen Messungen erfolgten an den mit Kryptogamen dominierten Standorten und dienten der Charakterisierung des Vegetationsmosaiks durch Ermittlung mikroklimatischer Unterschiede (z.B. Lichtintensität, Lufttemperatur, Substrattemperatur, Luft-

feuchtigkeit, Wasser). Zusätzlich wurden Substrattiefe und -feuchte sowie der Boden-pH-Wert bestimmt. Infolge der Messungen lassen sich die Standorte in zwei Großgruppen unterteilen: Zum einen in Standorte mit Arten, die direkt auf dem nackten Kalkgestein ansiedeln (s. u.) und die in Sonnenperioden wegen der Wärmeleitung aus dem Kalkgestein während der Nacht wenig auskühlen. Als Folge findet auch keine Kondensation von Tauwasser an der Oberfläche dieser Arten statt. Zum anderen in Standorte mit einem schlecht Wärme leitenden Substrat (z.B. Moospolster), für die das Tauwasser eine wesentliche Quelle zur Deckung des Wasserbedarfs darstellt. Da die hier untersuchten Kryptogamen (Moose und Flechten) poikilohydre Organismen sind, führen diese Ergebnisse hinsichtlich der Wasserverfügbarkeit an den offen exponierten Standorten der Karstalvar zu essentiell wichtigen Erkenntnissen über die Entwicklung des Vegetationsmosaiks sowie Besiedlungsmechanismen der beteiligten Arten.

Zusätzlich wurden morphologisch-anatomische Untersuchungen mit der xerophilen Flechtengesellschaft über spezifische Anpassungsmechanismen auf der Ebene der Wasseraufnahme und -haltekapazität durchgeführt (Ott et al. 1997b). Die beobachteten komplexen Interaktionen zwischen den beteiligten Assoziationspartnern bildeten die Grundlage für die Fragestellung der vorliegenden Arbeit. Die Assoziation der xerophilen Flechtengesellschaft besteht nicht nur aus einer Ansammlung von verschiedenen Flechtenarten, die als Raumkonkurrenten zufällig übereinander wachsen, vielmehr bilden sie untereinander ein komplexes Gefüge mit zahlreichen inter- und intraspezifischen Interaktionsmustern.

Die verschiedenen Vertreter der xerophilen Flechtengesellschaft wachsen nicht nur horizontal nebeneinander, wobei einzelne Thalli an den Rändern mehr oder weniger stark von den jeweiligen Nachbarn überwachsen werden. Vielmehr differenzieren sie untereinander einen vertikalen stockwerkartigen Komplex, in dem alle beteiligten Arten eng miteinander vergesellschaftet sind und miteinander komplizierte Beziehungsmuster ausdifferenzieren. So siedelt sich beispielsweise die Grünalgenflechte *Lecidea lurida* immer auf der Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* an. Unter den Randloben von *L. lurida* lassen sich häufig Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* beobachten, die sich aus dem Thallusverband mit der Krustenflechte *P. nigrum* lösen und isoliert heraus wachsen. *L. lurida* selbst wird ebenfalls von *P. nigrum* besiedelt. Auch die beiden Blaualgenflechten *Synalissa symphorea* und *Collema cristatum* sind mit der Krustenflechte *P. nigrum* eng vergesellschaftet und bilden gemeinsam eine dichte polsterähnliche Assoziation. Die zwischen den einzelnen Vertretern dieser Flechtengemeinschaft ausgebildeten komplexen Interaktionsformen wurden von Osenberg (1996) in einem vertikalen Besiedlungsmodell zusammengestellt und diskutiert. Sie dienen als Grundlage für die in dieser Arbeit gemachten Beobachtungen und werden in Anlehnung an das vertikale Besiedlungsmodell diskutiert (II. 5).

Die Ansiedlung einer Flechte auf einer anderen isoliert die oberhalb wachsende Art von ihrem ursprünglichen Substrat, worin sowohl ernährungsphysiologische Nachteile als auch Vorteile liegen können. Vor allem wird aber durch frühere Untersuchungen (Barkmann 1977; Schuster et al. 1982; Jahns & Ott 1983; Canters et al.

1991) eine Beeinflussung des Mikroklimas postuliert. Die xerophile Flechtengesellschaft setzt sich aus verschiedenen Vertretern von Blaualgen- und Grünalgenflechten zusammen. Ein wesentlicher Unterschied zwischen den von Cyanobakterien und Grünalgen als Photobionten gebildeten Flechtenarten liegt unter anderem in der Fähigkeit der Blaualgen, Luftstickstoff zu fixieren – ein Aspekt, der ebenfalls ernährungsphysiologisch von großer Bedeutung sein kann. Schon Poelt und Mayrhofer (1987) erwähnen den mehrstufigen Aufbau von komplexen Assoziationen, in denen abwechselnd Blaualgen- und Grünalgenflechten mehrschichtig übereinander wachsen. Sie beobachteten das verstärkte Vorkommen von fadenförmigen Cyanophyceen besonders im Randbereich der Grünalgenflechten und postulieren in diesem Zusammenhang eine synsymbiotische Beziehung, bei der die Grünalgenflechte von den Stickstoffverbindungen der Blaualgen profitiert (Cyanotrophie).

Das ökologische Gleichgewicht zwischen den einzelnen Symbionten einerseits und den beteiligten Flechtenarten andererseits ist dennoch innerhalb des Ökosystems der xerophilen Flechtengesellschaft stabil. Das gegenseitige Überwachsen innerhalb der Flechtenassoziation führt zwar zur Schädigung des individuellen Thallus, aber nicht zur Schädigung des Gesamtvorkommens an diesem Kleinstandort (Ott et al. 1997b). Einige der beteiligten Assoziationspartner (z.B. *L. lurida*) sind bei der Ansiedlung auf andere Flechtenarten (*P. nigrum*) angewiesen. Damit kommt der Blaualgenflechte *P. nigrum* eine besondere Bedeutung zu. Sie ist im Verhältnis zu den anderen Arten besonders dominant vertreten und nimmt in der Bildung des stockwerkartigen Multibeziehungs-systems eine Schlüsselposition ein. Würde man *P. nigrum* aus dem Gesamtsystem entfernen, könnte das ökologische Gleichgewicht nicht weiter bestehen. Nur durch eine bestimmte Reihenfolge in der vertikalen Besiedlung kommt es zur optimalen Versorgung aller Flechten mit dem limitierenden Faktor Wasser. Die Wasserversorgung spielt am Standort der Karstalvar für die Flechten eine besondere Rolle. Einige der assoziierten Flechten können die Gesteinsoberfläche direkt besiedeln, dazu gehört die Krustenflechte *P. nigrum*. Hier sind anatomische und physiologische Faktoren von Bedeutung (I.4). Andere Flechtenarten verändern durch interne und externe Wasserspeicher das sie umgebende Mikroklima und schaffen sich so durch intra- und interspezifische Interaktionen ihr eigenes, den Bedürfnissen angepasstes Nanoklima, welches innerhalb des mehrstufigen Komplexes in den verschiedenen Bereichen variiert (Jahns 1984; Ott et al. 1997). Je größer die Wasserhaltekapazität der Flechtengemeinschaft ist, desto länger können die Algen im Thallus physiologisch aktiv bleiben und fotosynthetisieren. Durch das Absterben der untersten Schichten innerhalb der mehrstufigen Flechtengemeinschaft wird den darüber wachsenden Flechtenarten ein externer Wasserspeicher bereitgestellt.

Die an dem Freilandmaterial von Gotland gewonnenen Erkenntnisse über die inter- und intraspezifischen Interaktionsmuster innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft spiegeln eine „Momentaufnahme“ des komplexen Mikro-Ökosystems wider.

Entwicklungsvorgänge werden stets aus der Aneinanderreihung verschiedener Einzelaufnahmen erschlossen, aber nicht wirklich beobachtet.

In der hier vorliegenden Arbeit sollen durch vergleichende Kulturexperimente die zur Etablierung des Ökosystems führenden Entwicklungsabläufe insbesondere in ihren Initialstadien experimentell erarbeitet und detailliert analysiert werden. Um den Einfluss exogener Faktoren auf die Ausbildung der Flechtengesellschaft im Mikro-Ökosystem zu erfassen, werden die Kulturexperimente sowohl an verschiedenen Standorten im Freiland als auch unter artifiziellen Bedingungen im Labor durchgeführt (Kap. I. 4). So können einerseits die Besiedlungsprozesse in ihren Initialstadien und die Entstehung der komplexen interspezifischen Interaktionsmuster untersucht werden, andererseits kann auch das allgemeine Adaptionspotential der verschiedenen Flechtenvertreter, welches sich in vielfältigen Wachstums- und Regenerationsprozessen widerspiegelt, beobachtet werden.

An dieser Stelle soll der Begriff „Adaption“, so wie er in der vorliegenden Arbeit benutzt wird näher definiert werden. In der Regel versteht man unter „Adaption“ eine genetische Merkmalfixierung, die das Resultat selektiver Prozesse im Verlauf der Evolution darstellt. Diese Merkmale können dann je nach Umweltbedingungen Erfolgswert und sich bemerkbar machen. Anders ist es bei offensichtlich durch Konditionierung im Lebensraum erreichter Widerstandsfähigkeit. Hier sind nachvollziehbare, aktive Vorgänge beteiligt, also eine Anpassung wie beispielsweise im Pflanzenreich die Ausbildung einer dickeren Blattcuticula bei Sonnenblättern oder im Bereich der Lichenologie die intensive Bildung von Pigmenten zum Schutz vor zu hoher Einstrahlung. In dieser Arbeit soll der Begriff „Adaption“ im Sinne der „modulativen Anpassung (Akklimation)“ an artifizielle Bedingungen aufgrund genetisch mitgebrachter Merkmale verstanden werden.

Darüber hinaus werden mit den Ergebnissen der Kulturversuche das außerordentliche Potential und die besondere Dynamik des gesamten Multibeziehungssystems verdeutlicht.

## II. 2. Material und Methoden - Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft

### II. 2.1 Material

Das für die Kulturversuche verwendete Flechtenmaterial wurde auf dem Gebiet der Karstalvar bei Ardre auf dem Kaupungsklint (Gotland, Schweden) gesammelt. Folgende Vertreter der xerophilen Flechtengesellschaft wurden für die Kulturexperimente verwendet:

*Placynthium nigrum* (Huds.) Gray

*Synalissa symphorea* (Ach.) Nyl. [*Synalissa ramulosa* (Hoffm.) Fr.]

*Collema cristatum* (L.) Wigg. [*Collema multifidum* (Scop.) Rabenh. ]

*Lecidea lurida* (With.) Ach. [*Psora lurida* (With.) DC. In Lam. & DC.]

### II. 2.2 Methoden

#### II. 2.2.1 Vorbereitungen für die Kulturversuche

Entscheidend für die Beobachtungen der einzelnen Entwicklungsprozesse, insbesondere der Initialschritte, die zur Entstehung und Etablierung der xerophilen Flechtengesellschaft auf der Karstalvar führen, ist die primäre Ansiedlung der Flechte *Placynthium nigrum* auf noch unbesiedeltem Kalkstein des natürlichen Standortes. Für diese Ansiedlungs- und auch für die fortführenden Interaktionsversuche ist eine neue Kulturmethode entwickelt worden. Zunächst wurden am natürlichen Standort der Karstalvar auf dem Kaupungsklint bei Ardre große Gesteinsbrocken des silurischen Kalkgesteins gesammelt, die in kieselsteingroße Stücke zerkleinert wurden. Anschließend sind die aus dem Inneren stammenden und damit vegetationsfreien Kalksteinstücke mit fungizit-freiem frost- und wasserfesten Silikon auf Objektträger des Rasterelektronenmikroskops (REM) geklebt worden. Im Freiland wurden mit einer Bohrmaschine dicht beieinander liegende Löcher in das anstehende Felsgestein gebohrt. Die Rasterträger mit dem entsprechend präparierten Flechtenmaterial (s. u.) sind in diese eingesteckt und mit Terosonpaste befestigt worden (**Abb. 1 a&b**). Die Gesteinsstücke mit den Flechtenkulturen liegen so dem Substrat in ähnlicher Weise auf, wie es für kleine Kalksteine am natürlichen Standort generell beobachtet werden kann.



**Abb. 1a&b** Aussetzen der auf Steinen präparierten Flechtenkulturen auf dem anstehenden Fels.

## II. 2.2.2 Durchführung der Kulturversuche

### II. 2.2.2.1 Auswahl der Untersuchungsgebiete

Da die Entwicklungsprozesse von Flechtengesellschaften nicht nur von den inhärenten Eigenschaften der Flechten und ihren Bionten, sondern auch von exogenen Faktoren abhängen, ist es sinnvoll, diese durch die Auswahl unterschiedlicher Standorte zu variieren. Für die Kulturexperimente wurden daher Standorte mit deutlich unterschiedlich klimatischen Bedingungen ausgewählt, um den möglichen Einfluss exogener Faktoren auf die Entwicklung der Interaktionsmuster innerhalb der Flechtengesellschaft zu erfassen. Die Freilandarbeiten wurden auf der schwedischen Ostseeinsel Gotland am natürlichen Standort auf der Karstalvar bei Ardre sowie auf dem Gelände der Biologischen Station der Universität Düsseldorf im Neandertal durchgeführt (I. 3.2). Zusätzlich sind vergleichende Experimente unter standardisierten artifiziellen Bedingungen in einer Klimakammer im Labor angesetzt worden.

#### **Kulturbedingungen im Labor:**

Standardisierte Kulturbedingungen in der Klimakammer:

Temperatur	10°C
Licht	40-70 PPFD (m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )
Licht-Dunkel-Rhythmus	14 h – 10 h

Die in der Klimakammer angesetzten Kulturen wurden dreimal in der Woche mit demineralisiertem Wasser intensiv besprüht, bis sie komplett durchnässt waren. Innerhalb von drei bis vier Stunden trockneten sie vollständig wieder aus und blieben im Anschluss für mindestens eins bis zwei weitere Tage trocken. So wurde ein regelmäßiger Wechsel aus relativ langen Trocken- und kurzen Feuchtphasen geschaffen.

#### **Die Präparation der Kulturexperimente umfasste zwei Versuchsphasen:**

1. Präparation der Primärversuche
2. Durchführung der sogenannten Interaktionsversuche

### II. 2.2.2.2 Präparation der Primärversuche

Die Kulturexperimente im Freiland (Gotland & Neandertal) wurden jeweils im Frühjahr und im Herbst angesetzt, um so ggf. jahreszeitlich bedingte klimatische Einflüsse auf die Entwicklung des gesamten Systems diskutieren zu können. In der ersten Phase sollte mit den Primärversuchen die Ansiedlung der Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* auf unbesiedeltem Kalkgestein erreicht werden, um damit die Basis für die Interaktionsversuche zu schaffen. Dazu wurde jeweils im Frühjahr und im Herbst auf Gotland frisches Flechtenmaterial gesammelt. Unterschiedlich große Flechtenfragmente von *Placynthium nigrum* – entweder einzelne Areolen oder feine, klein gemörserte Thallusbrösel - wurden entweder mit Silikon auf die vorbereiteten REM-Träger aufgeklebt oder

auf dem vorbereiteten Rasterträger (I. 2.2.1) lediglich mit einem straff gespannten Stück Perlonstrumpf (kleinmaschiges Netz) fixiert (**Abb. 2 a&b**).

Im 1. Versuchsjahr (Frühjahr 1998-Herbst 1998) wurden folgende Ansätze gemacht:

	<i>P. nigrum</i> / Areolen	<i>P. nigrum</i> / Brösel
Frühjahr '98	geklebt & netzfixiert	geklebt & netzfixiert
Herbst '98	geklebt & netzfixiert	geklebt & netzfixiert



**Abb. 2a** Areolen und Brösel von *P. nigrum* geklebt



**Abb. 2b** Areolen und Brösel von *P. nigrum* mit Netz fixiert

Im Neandertal wurde darüber hinaus zur gleichen Zeit auch ein Kulturansatz auf dem dort vorkommenden Kalkgestein durchgeführt. Das hier anstehende Gestein stammte aus dem Karbon und unterscheidet sich von dem gotländischen Kalkstein unter anderem durch seine Oberflächenbeschaffenheit und Härte. Die Oberflächenstruktur des hellen gotländischen Kalksteins erscheint durch Miniaturfissuren relativ porös, dagegen ist das im Neandertal schwarz gefärbte Kalkgestein aus dem Karbon glatt und außerordentlich hart. So konnte mit der Auswahl der verschiedenen Gesteinsorten analysiert werden, ob die Substratbeschaffenheit Einfluss auf die Entwicklung der Kulturversuche nimmt.

### II. 2.2.2.3 Präparation der Interaktionsversuche

Die Primärversuche blieben für 1 Jahr im Freiland (Gotland & Neandertal), wurden dann eingesammelt und in der zweiten Versuchsphase für die anschließenden Interaktionsversuche präpariert. Den mit *P. nigrum* besiedelten Kalksteinen sind jeweils Bruchstücke anderer Flechtenarten aus der xerophilen Flechtengesellschaft hinzugefügt worden. Hierfür wurden die Blaualgenflechten *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea* sowie die Grünalgenflechte *Lecidea lurida* ausgewählt. Aus zeitlichen Gründen konnten die Interaktionsversuche nicht mit allen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft durchgeführt werden, daher sind jene Flechtenarten ausgewählt worden, die nach den bisherigen Beobachtungen die entscheidenden Interaktionen ausbilden und für das Gesamtsystem eine bedeutende Rolle spielen (Ott et al, 1997). Auch für die Interaktionsversuche ist das Material jeweils im Frühjahr und Herbst frisch gesammelt und anschließend direkt verwendet worden. Bei der Präparation der Interaktionsversuche zeigte sich, dass nahezu alle gesammelten Flechtenthalli bereits Ansiedlungsstadien anderer Flechtenarten aufwiesen. Um mit den Interaktionsversuchen die tatsächlichen Initialstadien der Interaktionsformen zwischen den einzelnen Flechtenvertretern herausarbeiten zu können, war es daher notwendig zunächst das gesamte, für die Kulturexperimente verwendete Flechtenmaterial sorgfältig von den bereits vorhandenen Ansiedlungsstadien weiterer Flechtenarten zu säubern.

Der Kulturansatz auf Gotland umfasste jeweils im Frühjahr und im Herbst 360 Proben, verteilt auf die unter 3.1.2 beschriebenen Kleinstandorte (3 x 120 Proben). Der Ansatz im Neandertal beschränkte sich auf einen Untersuchungsstandort und umfasste insgesamt 528 Proben (264 Proben auf gotländischem Kalkstein + 264 Proben auf Neandertalgestein).

Die unter den standardisierten Bedingungen durchgeführten Kulturexperimente im Labor waren von jahreszeitlichen Schwankungen unabhängig und wurden daher nur einmalig präpariert. Dieser Ansatz umfasste ebenfalls 265 Proben. In einem zusätzlichen Experiment wurden den Primärversuchen Bruchstücke von allen drei Interaktionspartnern (*S. synalissa*, *C. cristatum* und *L. lurida*) gleichzeitig zugegeben.

**Tabellarische Aufstellung der durchgeführten Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft:**

- AK: Areolen von *P. nigrum* mit Silikon auf Gesteinsoberfläche geklebt  
 BK: Brösel von *P. nigrum* mit Silikon auf Gesteinsoberfläche geklebt  
 AN: Areolen von *P. nigrum* mit Netz auf Gestein fixiert  
 BN: Brösel von *P. nigrum* mit Netz auf Gestein fixiert  
 St: Standort

**1. Primärversuche mit *Placynthium nigrum***

Versuche	Gotland			Neandertal		Labor	
	St.1	St.2	St.3	Gotland-gestein	Neandertal-gestein	Gotland-gestein	Neandertal-gestein
Zugabe von <i>P. nigrum</i>	AK + BK AN + BN			AK + BK AN + BN		AK + BK AN + BN	

**2. Interaktionsversuche mit *Placynthium nigrum* (nach einem Jahr der Primärversuche)**

	Gotland			Neandertal		Labor	
	St. 1	St. 2	St. 3	Gotland-gestein	Neandertal-gestein	Gotland-gestein	Neandertal-gestein
Zugabe von <i>S. symphorea</i>	AK + BK AN + BN			AK + BK AN + BN		AK + BK AN + BN	
Zugabe von <i>C. cristatum</i>	AK + BK AN + BN			AK + BK AN + BN		AK + BK AN + BN	
Zugabe von <i>L. lurida</i>	AK + BK AN + BN			AK + BK AN + BN		AK + BK AN + BN	
Zugabe von <i>S. symphorea</i> <i>C. cristatum</i> <i>L. lurida</i> <i>P. nigrum</i>	AK + BK AN + BN			AK + BK AN + BN		AK + BK AN + BN	

**II. 2.2.3 Auswertung der Proben**

Für die Auswertung der Kulturen sind in regelmäßigen Intervallen den jeweiligen Standorten eine entsprechende Anzahl von Proben entnommen worden. Auf Gotland wurden aus logistischen Gründen nur zweimal im Jahr Proben gesammelt, im Neandertal und in der Klimakammer erfolgte die Entnahme in einem zeitlich engmaschigeren Intervall, um sicher zu stellen, dass der detaillierte Entwicklungsprozess in

seinen Initialphasen analysiert werden kann (Auflistung der Probenentnahme, vgl. Tabelle , Anhang).

#### Rasterelektronenmikroskopie (REM)

Für die Auswertung mit dem Rasterelektronenmikroskop sind die Proben in Gefäßen mit Silicagel getrocknet worden. Das über die Steine gespannte Netz wurde entfernt und lockere, nicht fixierte Flechtenfragmente mit einer Leit-Tab-Trägerfolie auf neue REM-Objektträger übertragen. Durch Aufbringen einer Goldschicht in einem Sputter (Agar Sputter Coater, Agar Scientific Ltd.; 35mA, 180-240 s) wurde die Leitfähigkeit der Kulturproben hergestellt. Die Untersuchung erfolgte an einem Cambridge Rasterelektronenmikroskop (Stereoscan 200) mit einer Beschleunigungsspannung von 20 – 25 kV, die Dokumentation der Proben mit einem Agfapan APX 100 (SW, Agfa).

#### Lichtmikroskopie

Miteinander verwachsene Flechtenfragmente, die sich nicht auf der Gesteins-oberfläche fixieren konnten, wurden zusätzlich anatomisch untersucht. Dazu wurden Schnittpräparate mit einem Gefriermikrotom Typ MGW LAUDA (Fa. Leitz, Wetzlar) bei -25°C bis -28°C und ungekühlten Messer angefertigt. Die Schnitte wurden in Lactoglycerin-Baumwollblau gefärbt und konserviert. Der Farbstoff bewirkte in der Zelle die Anfärbung des Protoplasten. Die Auswertung der Proben erfolgte mit einem Lichtmikroskop DIALUX 20 EB, die fotografische Dokumentation mit einem Tageslicht-Diafilm (Kamerakörper: Wild MPS 51; Fotoautomat: MPS 45).

#### Schnellgefriermethode:

Da die Blaualgenflechten besonders schnell und viel Wasser aufnehmen, durften die entstandenen Assoziationskomplexe nicht zu lange gewässert werden. Die teilweise sehr instabilen Kontakte innerhalb der entstandenen Komplexe lösten sich bei zu langer Wässerung auf, so dass das Anfertigen von zusammenhängenden Schnitten nicht mehr möglich war. Um die instabilen Kontakte innerhalb des Gesamtkomplexes zu erhalten, wurden die auf der Gesteinsoberfläche noch nicht fixierten Flechtenfragmente nur kurz in Wasser getaucht oder lediglich mit Wasser besprüht und anschließend direkt auf dem Mikrotomtisch eingefroren und geschnitten. So können Schnittpräparate einer durchschnittlichen Dicke von 18–28µm angefertigt werden.

## II. 3. Die Untersuchungsgebiete im Freiland

### II. 3.1 Gotland

Die schwedische Ostseeinsel Gotland ist mit ca. 3000km<sup>2</sup>, einer Länge von 125km und einer maximalen Breite von 53km die größte der schwedischen Inseln. Ihre durchschnittliche Höhe über dem Meeresspiegel beträgt 25m, der höchste Punkt der Insel befindet sich auf der Lojsta-Hejde mit 81m über dem Meeresspiegel. Die Entfernung zum schwedischen Festland beträgt 90km, zu Letland 150 km. Die gotländische Landschaft umfasst Wälder, Änge (Waldwiesen), Karstalvar, Alvar, Sümpfe, kleinere Seen und Kulturlandschaft (Westhoff 1983). Etwa die Hälfte Gotlands ist mit Wald, vorwiegend mit Kiefernwald, bedeckt. Die Westküste wird vorwiegend von Kalkfelsen gebildet, die Ostküste ist durch ausgedehnte Sandstrand-Ebenen gekennzeichnet, stellenweise mit Küstendünen sowie Salzwiesen.

#### Allgemeines Klima

Das Klima der baltischen Ostseeinsel Gotland ist sowohl durch maritime als auch durch kontinentale Bedingungen charakterisiert. Trotz der nördlichen Lage ist es mild und weicht vom nahe gelegenen Klima des Festlandes beträchtlich ab. Ursache hierfür ist einerseits die Lage im Regenschatten des skandinavischen Berglandes, andererseits auch die maritime Umgebung. Gotland ist weiter vom Festland entfernt als die schwedische Schwesterinsel Öland, damit wirkt sich der maritime Einfluss hier stärker aus. So ist die Luftfeuchtigkeit auf Gotland höher als auf der weiter westlich gelegenen Schwesterinsel. Im Sommer wird Gotland durch seine östliche Lage von den russischen Hochdruckgebieten erfasst, so dass der verstärkte kontinentale Einfluss das gotländische Klima beeinflusst. Die Wärmeverhältnisse sind nicht extrem. Der Winter ist kurz und mild, der Frühling relativ spät und kalt, der relativ lange Herbst ist warm. Die Vegetationsperiode ist mit acht Monaten für diesen Breitengrad sehr lang. Eine Schneebedeckung findet sich nur während 70–80 Tagen pro Jahr. Die mittlere Jahrestemperatur beträgt etwa 7°C; der Mittelwert des kältesten Monats (Februar) liegt bei -4°C, derjenige des wärmsten Monats (Juli) um 16-17°C. Die Sonnenscheindauer ist relativ hoch und erreicht 1800 Stunden im Jahr. Die hauptsächlich im Herbst und Winter fallenden Niederschläge betragen im Schnitt 520mm pro Jahr. In den Sommermonaten treten regelmäßig Trockenzeiten auf. Trotz des häufigen, starken Windes im Frühling und Sommer aus überwiegend westlich-südwestlicher Richtung, ist die Anzahl der Nebeltage auffällig hoch (55-70 Nebeltage pro Jahr; Angaben des SMHI). Die besondere klimatische Situation führt zu einer in Europa äußerst seltenen Mischflora, die sowohl alpine als auch sub-pontische und sub-ozeanische Elemente enthält.

### Die Alvargebiete Gotlands

Das Becken der Ostsee, eine Mulde im fennoskandischen Urgestein („Baltischer Schild“), war in der kambro-silurischen Periode vom Meer überflutet. Durch Sedimentbildung steht heute auf Gotland silurisches Kalkgestein an.

Eine auffällige geologische Besonderheit Gotlands sind die felsigen Kalksteppen, die sogenannten Alvargebiete. Der Begriff Alvar beschreibt ein waldloses Kalkheidegebiet, in dem der auf Gotland von den silurischen Kalksteinschichten aufgebaute Felsgrund zutage tritt oder von einer dünnen Lage Verwitterungskies bedeckt ist (Albertson 1950). Das hier vorherrschende Vegetationsmosaik ändert sich kleinflächig in Abhängigkeit von Exposition und Neigung, vor allem aber von der Mächtigkeit und bodenchemischen Beschaffenheit des Feinbodens. Die Alvargebiete gliedern sich in einen Bereich von offen exponiert anstehenden, nur durch Kryptogamen besiedelten Kalkfelsen (die so genannte Kalk-/Karstalvar), und in die sukzessiv entstandene Kiesalvar, bei der Pionierbesiedler wie Cyanobakterien und Krustenflechten sowie intensive Verwitterungsprozesse zur Gesteinszersetzung und anschließenden Bodenbildung führten. Die Artenzusammensetzung wird durch die Oberflächenbeschaffenheit, die chemische Zusammensetzung des Gesteins und das Mikroklima bestimmt. Die Alvargebiete Gotlands sind von hoher Nischenvielfalt auf engstem Raum geprägt, wobei sich Karst- und Kiesalvar deutlich in ihrer Vegetation unterscheiden. So werden beide durch unterschiedliche Flechtengesellschaften charakterisiert. Die Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft wurden auf der Karstalvar bei Ardre durchgeführt.

#### I. 3.1.1 Standortbeschreibung – die Karstalvar bei Ardre



Abb. 3 Die Karstalvar bei Ardre

Das Untersuchungsgebiet ist eine etwa 40m über dem Meeresspiegel gelegene Karstalvar-Region auf dem Kaupungsklint, etwa 1km südwestlich der Ortschaft Ardre gelegen (57°23`nördlicher Breite und 18°42`östlicher Länge; **Abb. 3**). Das insgesamt ca. 400m große Karst-Gebiet besteht aus einerseits nackten, kaum verwitterten Kalkplatten, die von verschiedenen Flechten- und Moosgesellschaften besiedelt werden, andererseits aus Karstspalten, in denen Wacholder, Kiefer und Esche dominieren (**Abb. 4**). Durch umfassende Untersuchungen wurde das Ökosystem der Karstalvar detailliert charakterisiert (Ott et al. 1996, 1997 a & b). Das Gelände gliedert sich in Areale mit leicht konvexen, trockenen Kalkflächen sowie leicht konkaven, zeitweise staunassen Depressionen. Die kaum verwitterten, leicht konvexen, nahezu horizontalen Kalkflächen zeichnen sich durch ein extremes Strahlungsklima aus. An sonnigen Tagen mit Lufttemperaturen von ca. 20°C erwärmt sich das Kalkgestein auf Temperaturen bis zu 50°C (Elders 1991). Hier findet man direkt auf dem Gestein wachsende, ausgesprochen xerophile Krustenflechten, die nach Albertson (1950) zur *Lecanoretum calcareae* bzw. *Lecanora calcarea* - *Verrucaria nigrescens* Assoziation gehören. In den leicht konkaven, staunassen Depressionen sammelt sich in kleinen Gruben Regenwasser an, das nur langsam verdunstet. Die flachen Vertiefungen im Kalkgestein entstehen durch kalkauflösende Flechten und Cyanobakterien (Phagolithophyten-Gesellschaften) [Ascado & Galvan 1976; Ascado et al. 1982]. Besonders in kalten Jahreszeiten kommt es durch starke Temperaturunterschiede zu Spannungsrissen im Gestein, die sich bei Frost durch ausdehnendes Eis vergrößern. Da derartige Verwitterungserscheinungen nur von oberflächlicher Natur sind, ist die Drainierung auf der Karstalvar sehr schlecht und das Wasser verschwindet nur durch Verdunstung. Der in den Mulden vorherrschende Assoziationstyp ist die an saisonhydrophile angepasste *Collematetum tunaeformis* bzw. *Collema cristatum* - *Collema tunaeforme* Gesellschaft [Albertson 1950].



**Abb. 4** Die Karstalvar auf dem Kaupungsklint bei Ardre

### I. 3.1.2 Die Kleinstandorte der Kulturexperimente

Die Kulturversuche wurden in der oben beschriebenen Karstalvar-Region auf dem Kaupungsklint an drei Kleinstandorten (St.1 – St.3) im Umfeld von ca. 30m<sup>2</sup> angesetzt. Jeder Kleinstandort weist einen Durchmesser von ca. 1-2m<sup>2</sup> auf und unterscheidet sich durch mikroklimatische Bedingungen.

#### Standort 1:



**Abb. 5** Standort 1: Überblick

Bei diesem Standort handelt es sich um eine etwa 1–2m<sup>2</sup> große, nahezu horizontale Versuchsfläche (**Abb. 5**). Die kaum verwitterte und leicht konvexe Kalkfläche ist stark sonnenexponiert. Es finden sich vorwiegend Ansiedlungen der xerophilen Blaualgenflechte *Placynthium nigrum*. Die Kulturansätze liegen im Schutz eines ca. 2m hohen Juniperus Gebüsches.

#### Standort 2:



**Abb. 6** Standort 2 - Überblick

Die Versuchsfläche des zweiten Standortes ist charakterisiert durch zunehmende Gesteinszersetzung mit Humusbildung (**Abb. 6**). Die rohhumose bis humose Erdauflage auf dem Kalkgestein erreicht stellenweise eine Mächtigkeit von mehreren Zentimetern. Zusammengeschobene, mehr oder weniger stark zersetzte Moospolster sowie einzelne Thalli von verschiedenen Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ prägen das Vegetationsbild. Die Ansiedlung der Moose verdeutlicht, dass dieser Standort ein feuchteres Mikroklima aufweist als Standort 1. Ein etwa 2 m hoher *Juniperus* - Strauch führt teilweise zur Beschattung, so dass die hier ausgesetzten Kulturversuche weniger sonnenexponiert sind als jene am ersten Standort.

Standort 3:



**Abb. 7** Standort 3

Der dritte Standort (**Abb. 7**), eine knapp 1m<sup>2</sup> große, kaum verwitterte und leicht abfallende Kalkfläche ist dem ersten Standort sehr ähnlich. Wesentlicher Unterschied zu diesem ist die leicht abschüssige Felsoberfläche, wodurch Regenwasser direkt abfließen kann, sowie das Fehlen von baum- oder strauchartigem Bewuchs in direkter Nachbarschaft. Die hier angesetzten Kulturversuche werden wenig beschattet.

## I. 3.2 Das Neandertal

### I. 3.2.1 Allgemeine Beschreibung des Untersuchungsgebietes – Lage und Klima

Das Neandertal liegt im Bereich der Mettmanner Hochfläche und gehört damit zur Großlandschaft der „Niederbergischen Randhöhen“ (Glebe et al. 1988). Klimatisch gehört das Gebiet sowohl zum Niederrheinischen Tiefland, der Niederrheinischen Bucht, als auch zum Bergischen Land. Das Klima ist ozeanisch geprägt und gehört nach Goetze (1951) zum Nordatlantischen Klimabezirk. Seltener haben kontinentale Luftmassen Einfluss auf das Gebiet. Die Witterung der Sommermonate ist feucht und relativ kühl, die der Wintermonate mild. So liegt die Jahresdurchschnittstemperatur bei 9°C (vgl. Tab. 1), die mittlere Jahresamplitude der Lufttemperaturwerte ist mit 15 - 16°C relativ gering (Goetze 1951; Bjelanovic 1967). Die Niederschläge sind im Bereich der Niederbergischen Randzonen relativ hoch, da westliche Winde für Steigungsregen sorgen. Die Niederschläge in Solingen (209m ü. NN) liegen bei mehr als 1050mm pro Jahr (Deutscher Wetterdienst; **Tabelle 1**). Die Niederschläge im Neandertal sind vermutlich geringer, da die umgebenden Höhen etwa 50m tiefer liegen als die Klimastation in Solingen. Durchschnittlich fallen an ca. 200 Tagen im Jahr Niederschläge. Im Bereich der Mettmanner Hochfläche treten häufig Kaltluftströme von den Höhenlagen in die Täler und Niederungen auf. Damit verbunden sind drastische Temperatursenkungen, die hier zu Nebel in Form von Talnebeln führen.

#### Solingen (Bergische Randhöhen) 209m ü. NN

Monat	Temp. °C	LF (%)	NS (mm)
<b>Januar</b>	1,1	-	91
<b>Februar</b>	2	-	75
<b>März</b>	4,7	-	74
<b>April</b>	8,1	-	69
<b>Mai</b>	12,4	-	82
<b>Juni</b>	15,5	-	93
<b>Juli</b>	16,7	-	108
<b>August</b>	16,4	-	104
<b>September</b>	13,8	-	87
<b>Oktober</b>	9,8	-	78
<b>November</b>	5,1	-	93
<b>Dezember</b>	2,3	-	102
<b>Jahr</b>	9	80	1056

**Tabelle 1:** Mittlere Temperatur, Mittlere Luftfeuchtigkeit und Mittlerer Niederschlag an den Bergischen Randhöhen. (vgl. Klimaatlas NRW. Luftfeuchtigkeit nach Auskunft vom Amt für Statistik in Solingen, Werte für die einzelnen Monate sind nicht vorhanden.)

### I. 3.2.2 Das Versuchsgelände im Neandertal

Das Versuchsgebiet im Neandertal befindet sich auf dem Gelände der Biologischen Station der Heinrich-Heine-Universität, dem seit 1945 stillgelegten Fraunhofer Steinbruch (**Abb. 8**). Das gesamte Untersuchungsgebiet lässt sich aufgrund seines ausgeprägten Reliefs in verschiedene Klimazonen unterteilen.

Die für die Kulturexperimente ausgesuchte Versuchsfläche befindet sich im Süden des Geländes im Bereich der ehemaligen Abbaustufen des alten Steinbruchs. Auf nur ca. 40m Breite steigt das Gelände in drei steilen, meist senkrechte Stufen um ca. 55m an. Durch die Höhe des Hanges und die Steilheit ist eine direkte Sonneneinstrahlung auf die eigentliche, ca. 10m<sup>2</sup> große Versuchsfläche sehr selten. Lediglich in den Morgenstunden erreichen die Sonnenstrahlen die Untersuchungsfläche, die durch ihre anstehenden Kalkplatten hinsichtlich des Substrats ähnliche Verhältnisse bietet wie die Karstalvar auf Gotland. Ab dem späten Vormittag werfen die Steilwände weite Schatten auf das Gelände, so dass die Versuchsfläche für den Rest des Tages im Schatten liegt. Nur während der Hochsommermonate verlängert sich die Einstrahlungsdauer geringfügig. Die feste Kalksteinsohle des Geländes lässt das Wasser nur langsam versickern, zusätzlich zum Niederschlag tritt aus dem Gestein nahe liegender hoher Felswände Sickerwasser aus. Langanhaltende Beschattung mit hoher Feuchtigkeit gekoppelt mit Staunässe auf dem Boden und lang anhaltender Wassersättigung sind charakteristisch für den hier beschriebenen Kleinstandort. Diese Art der Feuchtigkeit begünstigt zusammen mit der geringen Lichtintensität das Wachstum von Blaualgen und Moosen. Da nur wenige Teile des gesamten Geländes als Versuchsflächen verschiedener Institute genutzt wird, läuft seit Jahrzehnten auf dem größten Teil des gesamten Untersuchungsgebietes eine ungestörte Sukzession ab.



**Abb. 8** Versuchsfläche im Neandertal

## II. 4. Ergebnisse - Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft

Wie in der Einleitung erwähnt, sind terrestrische Flechtengemeinschaften wie z. B. die xerophile Krustenflechtengesellschaft der Karstalvar auf Gotland besonders gut geeignet, um Prozesse interspezifischer Interaktionen zu untersuchen. Mit der Durchführung vergleichender Kulturexperimente sollen einerseits der Besiedlungsprozess insbesondere mit seinen Initialstadien, andererseits die für diese Flechtengesellschaft charakteristischen inter- und intraspezifischen Interaktionen analysiert werden.

Da aus zeitlichen Gründen die Kulturversuche nicht mit allen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft durchgeführt werden konnten, wurden jene Arten ausgewählt, die nach bisherigen Beobachtungen die für das Gesamtsystem entscheidenden interspezifischen Interaktionsformen untereinander ausbilden (Ott et al. 1997b). So wurden aus der xerophilen Flechtengesellschaft für die Durchführung der Kulturexperimente drei Blaualgenflechten, *Placynthium nigrum*, *Synalissa symphorea* und *Collema cristatum*, sowie ein Vertreter einer Grünalgenflechte, *Lecidea lurida*, ausgewählt. Im Anschluss erfolgt eine kurze anatomische und morphologische Charakterisierung dieser für die Kulturversuche eingesetzten Arten.

### II. 4.1 Die Arten der xerophilen Flechtengesellschaft

#### *Placynthium nigrum* (Huds.) S. Gray

Die Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* besiedelt mit einem Prothallus direkt die Oberfläche des flachen Kalkgesteins. Lager dieser Flechte findet man sowohl auf den trockenen, leicht konvexen Kalkplatten als auch in den sickerfeuchten, leicht konkaven Depressionen. Sehr oft ist *P. nigrum* mit anderen Flechtenarten vergesellschaftet und scheint innerhalb des Gesamtsystems der xerophilen Flechtengesellschaft eine Schlüsselposition einzunehmen (Osenberg 1993).

Der Thallus von *P. nigrum* gliedert sich anatomisch in einen blau-schwarzen, sich horizontal ausbreitenden Prothallus, der den sich darauf errichtenden Hauptthallus saumartig umgibt. Der Prothallus besteht aus einer Schicht von Pilzhyphen. Der Hauptthallus ist dicht gekörnt und im trockenen Zustand rissig areoliert. Das braunschwarze bis oliv-grüne, oft kreisförmige Lager kann einen Durchmesser von 10cm erreichen. Der Photobiont *Dichotrix orsiniana* ist ein Vertreter der *Rivulariaceae* mit charakteristischer apikaler Heterocyste und dicker Gallertscheide. Innerhalb des Hauptthallus liegen die Cyanobakterienfäden gekrümmt und gestaucht zwischen den Pilzhyphen, die den Thallus nach außen hin abgrenzen. Charakteristisch ist die lockere Assoziation zwischen beiden Bionten. Diese können sich beide aus dem Lager lösen und separat weiter wachsen. So lassen sich stellenweise büschelförmige Strukturen auf dem eigentlichen Hauptthallus erkennen, die durch auswachsende *Dichotrix*-Fäden gebildet werden (Osenberg 1993). Wenn Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana*

abbrechen und auf den Prothallus fallen, bilden sie dort neue Thallusareolen (Ott et al. 1996).

***Synalissa symphorea* (Ach.) Nyl.**

Die Blaualgenflechte *Synalissa symphorea* wächst auf flachen, stark besonnten Kalkplatten in Vertiefungen oder auf schrägen Flächen. Sie benötigt zur Ansiedlung ein lockeres Substrat, eine Art Feinhumus aus organischen Resten und winzigen Gesteinsbröckchen. *S. symphorea* bildet einen schwarzen kleinstrauchigen 1-5mm hohen Thallus aus zylindrisch bis schwach keuligen, 0,5 - 0,8mm dicken, ledrig-knorpeligen Ästen. Diese sind apikal mit gallertigen kugelförmigen Strukturen besetzt, wodurch ein koralliner Eindruck entsteht. Junge Thallusstadien bestehen lediglich aus den Gallertkugeln, die sich mit parallel verlaufenden, in Gallerte eingebetteten Pilzhyphen im Substrat verankern. Innerhalb der Gallertkugeln von *S. symphorea* erkennt man sehr dünne Pilzhyphen, die in die typischen rot gefärbten Gallerthüllen des Photobionten *Gloeocapsa sanguinea* einwachsen. Der homöomere Thallus wird ebenso wie die reine Algenkolonie durch eine äußere gemeinsame farblose Gallertschicht zusammengehalten. Die Pilzhyphen durchwachsen die äußeren Schichten der Algenhüllen und bilden so ein dichtes Geflecht. Sie verzweigen sich dichotom und dringen mit ihren Seitenästen in die innerste, direkt die Algenzelle umgebende Gallertschicht ein. Der apikale kugelförmige Teil des *Synalissa*-Thallus unterscheidet sich nur durch seine Größe und durch die Anwesenheit des Pilzes von einer *Gloeocapsa*-Kolonie. Hier wird die primäre Form des homöomeren Thallus hauptsächlich durch den Cyanobionten bestimmt. In den älteren basalen Bereichen der Gallertkugel entwickelt sich der Pilz stärker, die dichotomen Verzweigungen des Pilzes treten hinter einem mehr strangförmigen Wachstum zurück und der Einfluss des Pilzes auf die Gestalt des Flechtelagers wird erkennbar. Die symbiotische Assoziation bei *S. symphorea* ist ähnlich instabil wie bei *P. nigrum*. Häufig entweichen nicht-lichenisierte Algen und sichern damit den anschließenden Relichenisierungsprozess mit auskeimenden Ascosporen. Dies sowie die Verbreitung von kleinsten lichenisierten Einheiten gewährleistet, dass die Flechte jedes Mikrohabitat, auch zwischen den anderen Flechtenvertretern innerhalb der Flechtengemeinschaft, besiedeln kann.

***Collema cristatum* (L.) Wigg. [*Collema multifidum* (Scop.) Rabenh.]**

Die Blaualgenflechte *Collema cristatum* besiedelt die gleichen Standorte wie *Synalissa symphorea*. Sie benötigt ebenfalls eine Art Feinhumus aus organischen Resten oder besiedelt andere Flechten und Moose. *C. cristatum* ist eine fruchtende foliose dunkelgrün-schwarze (trocken) bis hellgrüne (feucht) Gallertflechte. Sie bildet 3-6cm große Thalli mit relativ breiten, tief geteilten Loben mit gewelltem Rand (dichotomes Wachstum). Der Photobiont dieser Blaualgenflechte ist nach Degelius (1954) *Nostoc sphaericum*. Der im Jugendstadium homöomere Thallus differenziert sich mit zunehmendem Alter in eine algenreiche, Licht zugewandte Ober- und Licht abgewandte Unterseite. Im algenarmen Markbereich verlaufen die Pilzhyphen parallel zur Ober-

fläche und orientieren sich in der Algenzone senkrecht, um mit Verzweigungen auf die Algen zu treffen. Im Jugendstadium wird die Form von *C. cristatum* ausschließlich durch den Cyanobionten *Nostoc* bestimmt, mit fortgeschrittenem Alter beeinflusst der Pilz zunehmend die Wuchsform der Flechte.

***Lecidea lurida* (With.) Ach. [*Psora lurida* (With.) DC. In Lam. & DC.]**

*Lecidea lurida* ist eine heteromer gebaute Grünalgenflechte, die in der Vergesellschaftung innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft eine wichtige Rolle spielt (Osenberg 1993). Sie besiedelt niemals direkt das Kalkgestein, ist aber auf verschiedenen Flechten sowie Moosen und sehr häufig auf Thalli der Blaualgenflechte *P. nigrum* angesiedelt. Der squamulose Thallus besteht aus dicht stehenden, dachziegelartig angeordneten, oliv- bis dunkelbraunen Schuppen und wird durch ein dichtes Hyphengeflecht am und im Substrat befestigt. Bemerkenswert sind die auffallend langen Rhizoidhyphen von mehreren Zentimetern, die organische Partikel und Gesteinsbröckchen umwachsen. Anatomisch gliedert sich der Thallus in eine gut entwickelte paraplectenchymatische obere Rinde, eine Algen- sowie Markschiebt und eine kompakte untere Rinde. Im Gegensatz zu *P. nigrum* und *S. symphorea* ist der symbiotische Kontakt zwischen den Bionten bei *L. lurida* stabil.

## II. 4.2 Die Kulturversuche auf Gotland

### II. 4.2.1 Die primären Entwicklungsprozesse bei *Placynthium nigrum*

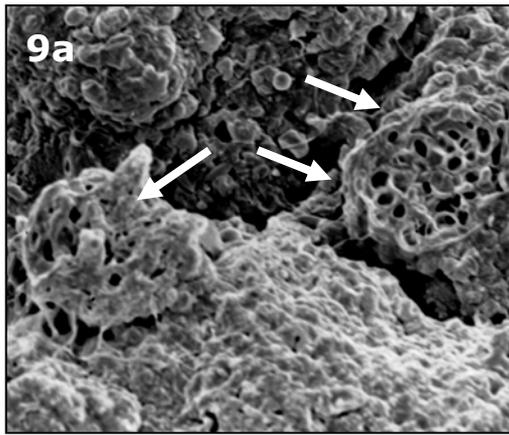
Die Krustenflechte *Placynthium nigrum* zeigt am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland unter den Kulturbedingungen vielfältige Wachstums- und Differenzierungsvorgänge sowie ein außerordentlich großes Regenerations- und Ansiedlungspotential. Bei der Auswertung der verschiedenen Proben wird deutlich, dass die Auswahl der Kleinstandorte (II. 3.1.2) auf den allgemeinen Entwicklungsverlauf der Kulturen keinen Einfluss genommen hat. Die beobachteten Differenzierungsprozesse von *P. nigrum* verlaufen an allen drei Standorten identisch. Mit der erfolgreichen Ansiedlung der für die Etablierung des Gesamtsystems wichtigen Flechte *P. nigrum* ist die Voraussetzung für die Durchführung der sich anschließenden Interaktionsversuche gegeben. Die Kulturmethode erweist sich damit als geeignet und die Bedingungen scheinen für die Durchführung derartiger Kulturexperimente günstig zu sein. Die Darstellung der Ergebnisse erfolgt exemplarisch anhand der Proben des Kleinstandortes 2 (**Abb. 6**).

#### **Regenerationsprozesse**

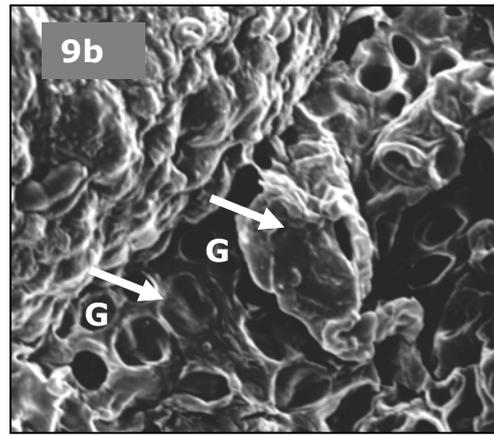
Innerhalb des ersten Versuchshalbjahres lassen sich bei *P. nigrum* stark ausgeprägte Regenerationsprozesse beobachten. Offene Oberflächenstrukturen (**Abb. 9a**) an den Areolen und Bröseln von *P. nigrum* werden stets nach dem gleichen Prinzip verschlossen und können anschließend regenerieren. Der Regenerationsprozess wird mit der Bildung eines dünnen Gallertfilms eingeleitet, der sich über die nach außen offenen

Lumen der Pilzhyphen legt und so die verletzte Thallusoberfläche abdichtet (**Abb. 9b**). In der Folge nimmt die Ausscheidung von Gallerte so stark zu, dass eine geschlossene gemeinsame Matrix die Oberfläche verklebt (**Abb. 9**). Gegen Ende des Regenerationsprozesses ist die für *P. nigrum* typisch areolierte, körnige Oberflächenstruktur entstanden (**Abb. 9d**). Formlose, löchrige Gewebebrösel von *P. nigrum* werden durch Gallertausscheidung zunächst nur oberflächlich verklebt (**Abb. 9e**), aber auch in diesem Fall schreitet die Gallertisierung massiv fort, bis eine gemeinsame kompakte, nach außen abgrenzende Oberfläche entsteht (**Abb. 9f**). Das stark gallertisierte Basisgewebe nimmt an Masse zu und formiert sich zum typischen Thallusgewebe. Neu entstandene Bruchstellen (z. B. mechanische Beschädigung durch Wind, starkem Regen oder Tiere etc.) regenerieren nach dem gleichen Prinzip. Der für *P. nigrum* beschriebene Regenerationsprozess vollzieht sich sowohl an größeren Thallusfragmenten (Areolen) als auch an kleinsten Gewebebröseln und lässt sich für den gesamten Verlauf der Kulturexperimente beobachten.

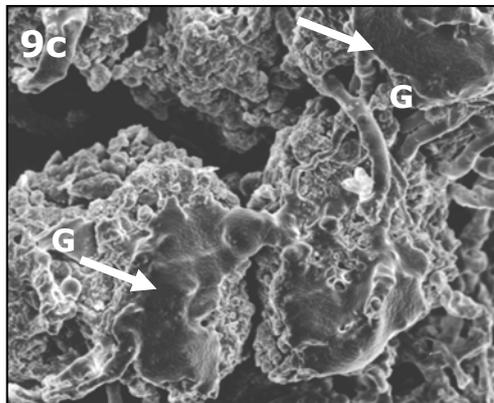
**Abb. 9a-f** Regenerationsprozesse bei *Placynthium nigrum* (*Pn*) auf Gotland: **(a)** Offene Oberflächenstrukturen (Pfeile) bei *P. nigrum*. **(b)** Einsetzende Gallertisierung (G) führt zum Verschließen der offenen Oberflächenstruktur (Pfeile). **(c)** Die Gallertisierung (G) schreitet fort, bis es zur Bildung einer kompakten Gallertmatrix kommt (Pfeile). **(d)** Nach Vollendung der Regeneration entsteht die für *P. nigrum* (*Pn*) typische areolierte Oberflächenstruktur (Pfeile). **(e)** Formlose, löchrige Gewebebrösel (Gb) von *P. nigrum* werden durch Gallerte (G) zunächst oberflächlich verklebt (Pfeile). **(f)** Eine gemeinsame Gallertmatrix (GM) führt bei *P. nigrum* erneut zur geschlossenen Gewebeoberfläche.



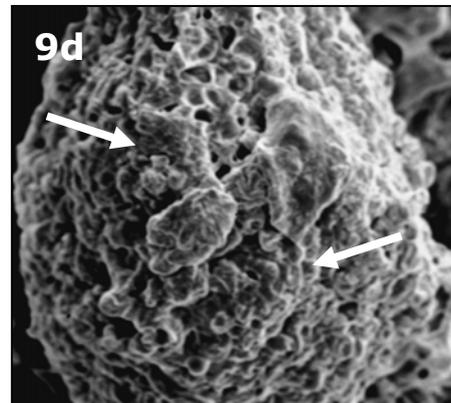
==== 20µm



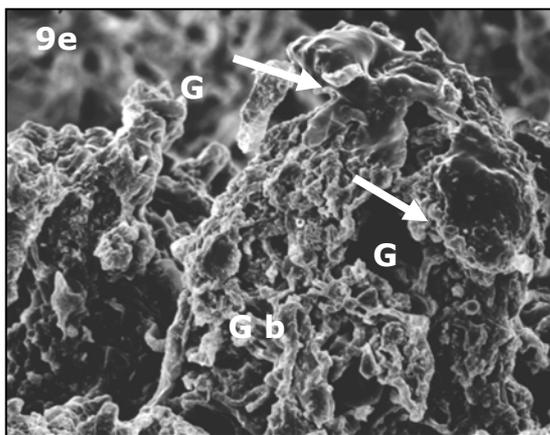
==== 10µm



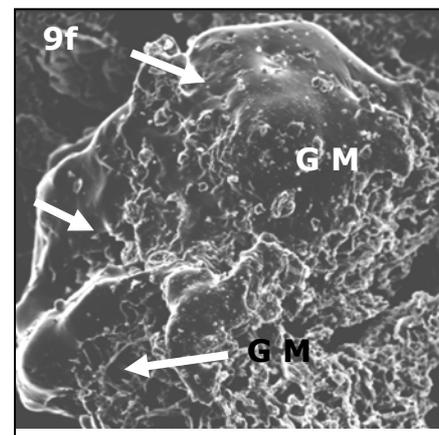
==== 10µm



==== 25µm



==== 25µm



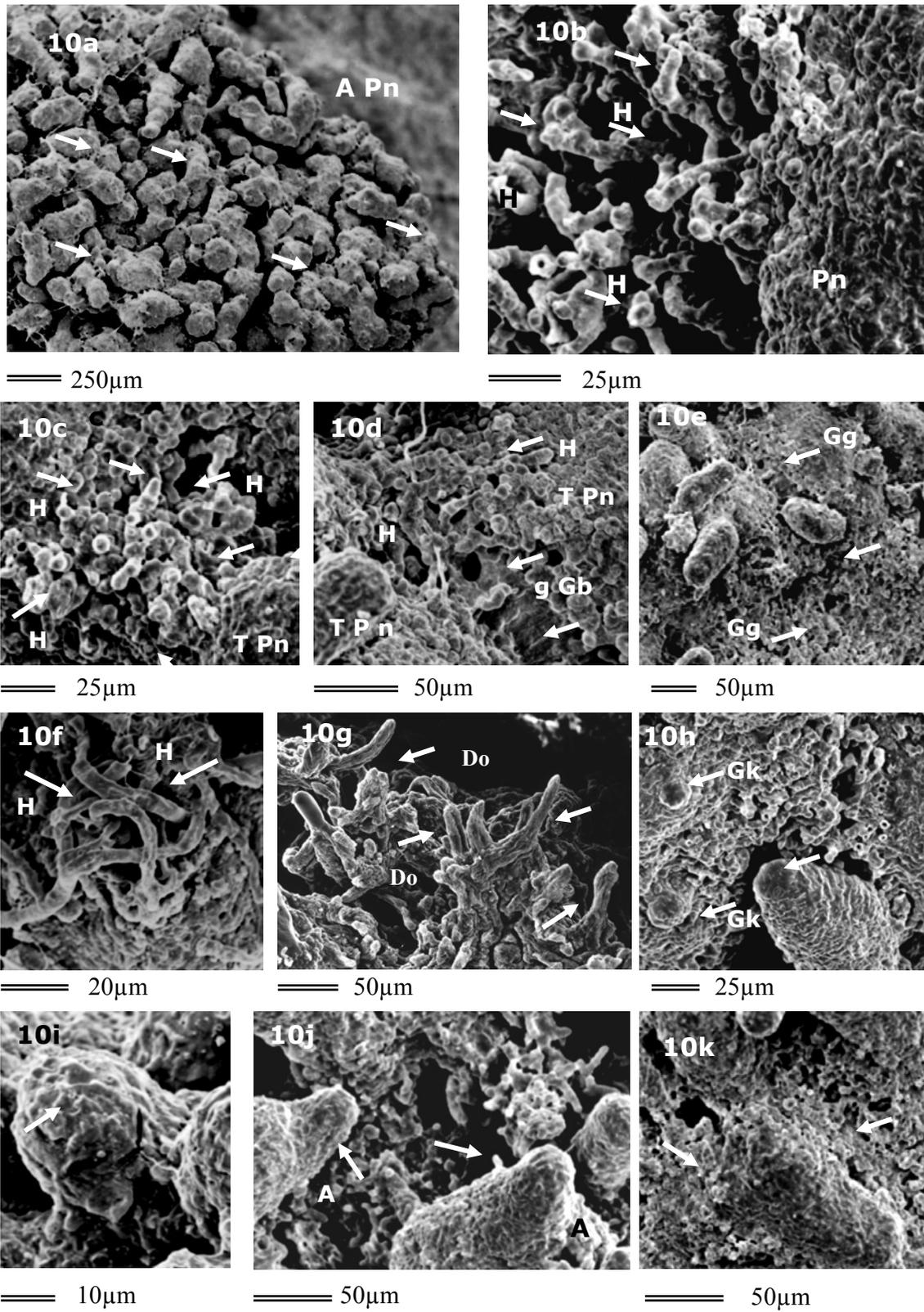
==== 100µm

### Wachstumsprozesse

Neben stark regenerativen Tendenzen sind bei *P. nigrum* ebenso ausgeprägte Wachstumsprozesse zu beobachten. Die charakteristische körnige Oberflächenstruktur der mit Silikon aufgeklebten Areolen (Abb. 10a) verändert sich durch basal einsetzendes Wachstum. Einzelne Pilzhypen lösen sich vermehrt aus dem Thallusgewebe und

wachsen aus der Tiefe zunächst zur Oberfläche aus (**Abb. 10b**), so dass einzelne Hohlräume zwischen benachbarten Teilareolen verdichtet werden (**Abb. 10c**). Ebenso bilden auswachsende Hyphen gallertige Gewebebrücken zwischen den einzelnen Teilareolen (**Abb. 10d**), so dass die zuvor körnige Oberflächenstruktur immer mehr verloren geht und ein zusammenhängendes basales Grundgewebe entsteht (**Abb. 10e**). Die Tendenz, aus einer formlosen, z. T. löchrigen Thallusoberfläche zunächst eine geschlossene Gewebefläche zu bilden, verläuft prinzipiell nach dem soeben beschriebenen Muster und zeigt sich ebenfalls auf allen mit Bröseln von *P. nigrum* bestückten Objektträgern. Entweder wird auch hier die lockere Struktur der Brösel durch massive Gallerteinlagerung verleimt und es entsteht eine geschlossene Oberfläche, oder es wachsen an vielen Stellen über die gesamte Oberfläche hinweg intensiv Pilzhyphen aus den Gewebebröseln heraus (**Abb. 10f**) um einzelne Gewebefragmente miteinander zu vernetzen. Neben auswachsenden Pilzhyphen findet man ebenso aus dem Thallusverband heraustretende Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (**Abb. 10g**). Die auswachsenden Pilzhyphen umwickeln die Blaualgenfäden und bauen so unter starker Gallertisierung neues Grundgewebe auf. Nach der Verdichtung des neu entstandenen Grundgewebes kommt es an verschiedenen Stellen zu einer verstärkten Gallertausscheidung, die zur Bildung glatter Gallertkuppen führt (**Abb. 10h**).

**Abb. 10a-k** Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum* (*Pn*) auf Gotland: **(a)** Charakteristische körnige Oberflächenstruktur (Pfeile) der Thallusareolen von *P. nigrum* (*P n*). **(b)** Einzelne Pilzhyphen (H, Pfeile) lösen sich aus dem Thallusverband von *P. nigrum* (*P n*) und wachsen an die Oberfläche. **(c)** Hohlräume zwischen einzelnen Teilareolen von *P. nigrum* (*T Pn*) werden durch die auswachsenden Pilzhyphen (H) verdichtet (Pfeile). **(d)** Auswachsende Hyphen bilden gallertige Gewebebrücke (g Gb) zwischen den Teilareolen von *P. nigrum* (*T Pn*). **(e)** Neu entstandenes Grundgewebe (Gw, Pfeile). Die körnige Oberflächenstruktur geht verloren. **(f)** auswachsende Pilzhyphen (H) von *P. nigrum*. **(g)** Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*). **(h)** Bildung von Gallertkuppen (Gk). **(i)** Die glatte Struktur der Gallertkuppen geht durch einwachsende Pilzhyphen verloren (Pfeile). **(j)** Entstehung neuer Gewebeauswüchse (A). **(k)** Die neu entstandenen Auswüchse werden erneut in das Basisgewebe integriert (Pfeile).



Unter der so gebildeten Gallertkuppe wachsen Hyphen senkrecht aus dem Thallusgrundgewebe in die vorbereitete Schutzhülle hinein. Diese verliert damit ihre glatte Kuppelform und die Struktur der einwachsenden Hyphen wird erkennbar (**Abb. 10i**). Mit zunehmendem Wachstum entwickeln sich hieraus neue Gewebeauswüchse, wobei zunächst die Gallertkuppen erhalten bleiben. Die Stelle der Neubildungen aus dem Basisgewebe scheint beliebig, zentral gebildete sind ebenso häufig wie marginal angelegte Auswüchse (**Abb. 10j**). Die Differenzierung neuer Thallusauswüchse findet bei *P. nigrum* während der gesamten Dauer der Kulturexperimente statt. Schließlich werden die neu gebildeten Auswüchse erneut in das Thallusgrundgewebe eingebaut und stellen damit eine spezielle Form des allgemeinen Gewebezuwachses dar (**Abb. 10k**). Die Beobachtungen der Versuche zeigen eindeutig, dass *P. nigrum* unter den herrschenden Kulturbedingungen durch kontinuierliche Wachstumsprozesse neues Thallusgewebe aufbaut und an Masse zunimmt. Der Prozess der Gewebeneubildung lässt sich sowohl bei den mit den größeren Areolen präparierten Objektträgern als auch bei den mit den kleineren Gewebebröseln angefertigten Kulturen beobachten.

### **Ansiedlungsprozesse**

Innerhalb des ersten Versuchsjahres lassen sich erste Ansiedlungsstadien der Krustenflechte *Placynthium nigrum* auf der zuvor unbesiedelten Kalksteinoberfläche beobachten. Die Oberflächenstruktur des gotländischen Kalkgesteins kann von sehr unterschiedlicher Beschaffenheit sein. Teilweise ist sie durch kleinste Fissuren, Risse und Löcher von poröser Struktur, teilweise erscheint sie relativ glatt. Auch in den im Rahmen dieser Arbeit durchgeführten Kulturversuchen scheint die Oberflächenstruktur des Substrats Einfluss auf die Art des Ansiedlungsprozesses zu nehmen. *P. nigrum* besiedelt in Abhängigkeit der Substratbeschaffenheit die Gesteinsoberfläche auf unterschiedliche Weise. Die Auswertung der unterschiedlichen Objektträger (Areolenansatz – Bröselansatz, Kap. 2.2.2.2) ergab hinsichtlich der prinzipiell ablaufenden Ansiedlungsmechanismen keine wesentlichen Unterschiede. Es konnte allerdings klar herausgearbeitet werden, dass nur kleinere Gewebefragmente oder Thallusbrösel das Potential zur direkten Ansiedlung besaßen. Aus den mit den 0,5-1mm großen Thallusareolen, die für die Kulturen präpariert wurden, lösen sich stets kleinere Partikel heraus, die dann der Besiedlung des Substrats dienen können.

#### Ansiedlung auf poröser, kantiger und unebener Oberfläche

Auf der porös-rissig strukturierten Gesteinsfläche sammeln sich vermehrt kleinste undifferenzierte organische Partikel an. Diese lösen sich teilweise aus den größeren präparierten Thallusareolen oder den kleineren Gewebebröseln heraus, können aber ebenso aus der näheren Umgebung angeweht werden. Stellenweise erkennt man Trichome des Photobionten *Dichotrix orsiniana*, einzelne Algen, pilzähnliche Strukturen und kleinste Gewebekonglomerate auf der Oberfläche (**Abb. 11a**). Die einsetzende intensive Gallertisierung führt zur Bildung eines homogenen Gallertteppichs, der ganze Areale der Gesteinsoberfläche überzieht, das auf dem Substrat angesammelte

organische Material inkorporiert, miteinander verklebt und mit der Oberfläche fixiert (**Abb. 11b**). Besonders auf freien, offen exponierten Flächen scheint die starke Gallertausscheidung für den Ansiedlungsprozess von Bedeutung zu sein. Im Schutz der Gallerte vollzieht sich dann ein massiver Wachstumsschub und es baut sich neues Gewebe auf (**Abb. 11c**). In den Unebenheiten der Gesteinsoberfläche findet man stellenweise kleinste Miniatursenken, in denen sich Gewebekonglomerate von 50-200µm direkt festsetzen können (**Abb. 11d**). Die hier bestehende Oberflächenbeschaffenheit des Gesteins ermöglicht eine primäre Ansiedlung der relativ großen Gewebekonglomerate ohne starke Gallertausscheidung. Die Miniaturdepressionen bieten dem Gewebekonglomerat zunächst ausreichend Halt und Schutz ohne zusätzliche Fixierung. An der ca. 50µm großen Gewebeansammlung erkennt man apikal einen leichten Gallertüberzug, der auf aktive Wachstumsprozesse deutet (s. o.). Parallel dazu beginnt die zusätzliche Anheftung des Gewebes an das Substrat durch einzelne auswachsende und leicht gallertisierte Hyphen (**Abb. 11e**). Im Schutz des Silikonrandes oder Kanten der präparierten Steine können sich zusätzlich größere Gewebekonglomerate von 200-300 µm ansiedeln, die durch kontinuierliche Wachstumsprozesse neue Thallusauswüchse differenzieren.

#### Ansiedlung auf glatter Oberfläche

Auf Bereichen mit besonders glatter Gesteinsoberfläche werden unstrukturierte oder strukturierende größere Gewebeformationen zuerst durch auswachsende Hyphen an das Substrat angeheftet (**Abb. 11f**). Die zusätzliche Fixierung durch die Ausscheidung von Gallerte ist hier von sekundärer Bedeutung. Aus den relativ großen und geformten Gewebekonglomeraten von 100 – 150µm Durchmesser wachsen aus dem Randbereich der dem Substrat aufliegenden Fläche zahlreiche Haltehyphen aus. Sie verlängern sich, eng an das Substrat geschmiegt, und befestigen durch zusätzliche Gallertisierung das Gewebe an die Gesteinsoberfläche. Das Prinzip wiederholt sich gleichermaßen bei der Anheftung von unstrukturierten Gewebebröseln (**Abb. 11g**). Parallel zur primären Ansiedlung beginnt die Formierung und der Aufbau zu einem homogenen Grundgewebe, indem Hyphen auswachsen, die Brösel miteinander vernetzen und durch Gallertbildung miteinander verkleben (**Abb. 11h**).

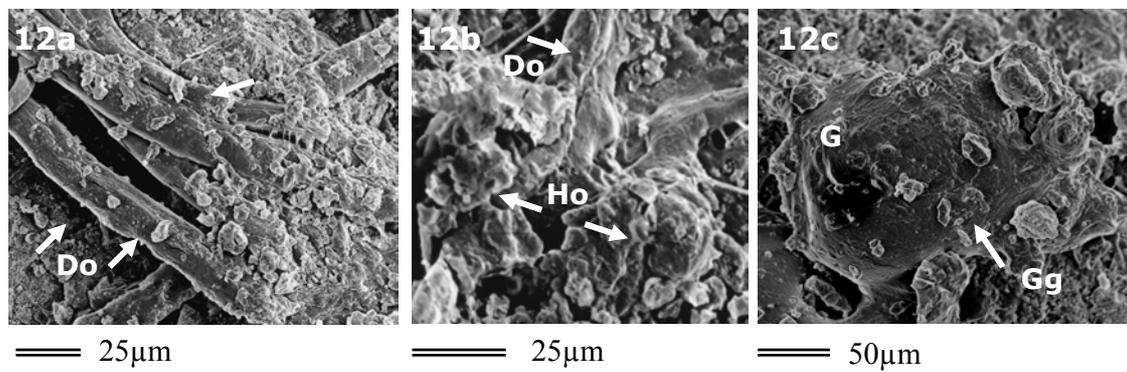
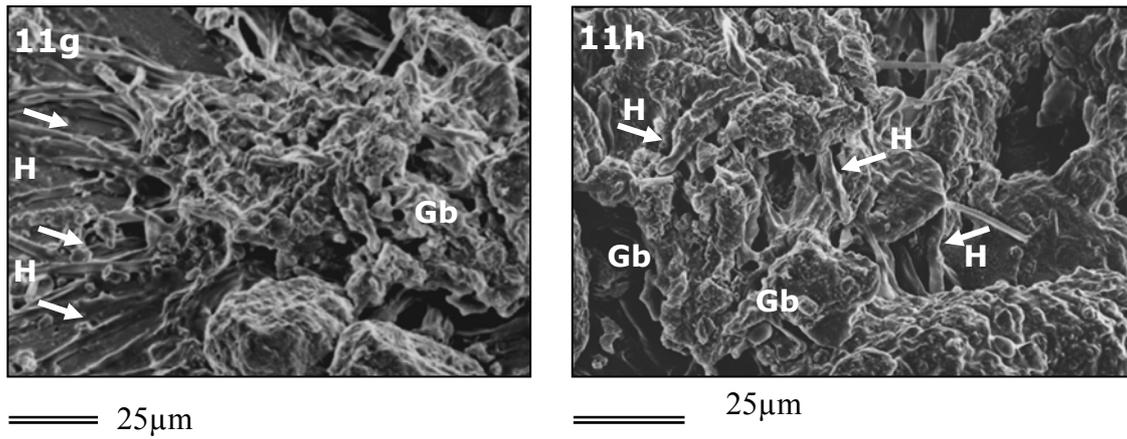
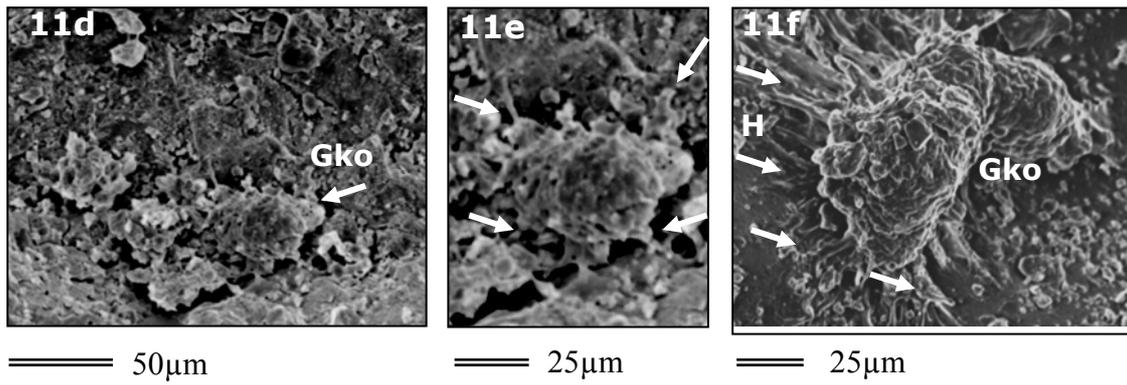
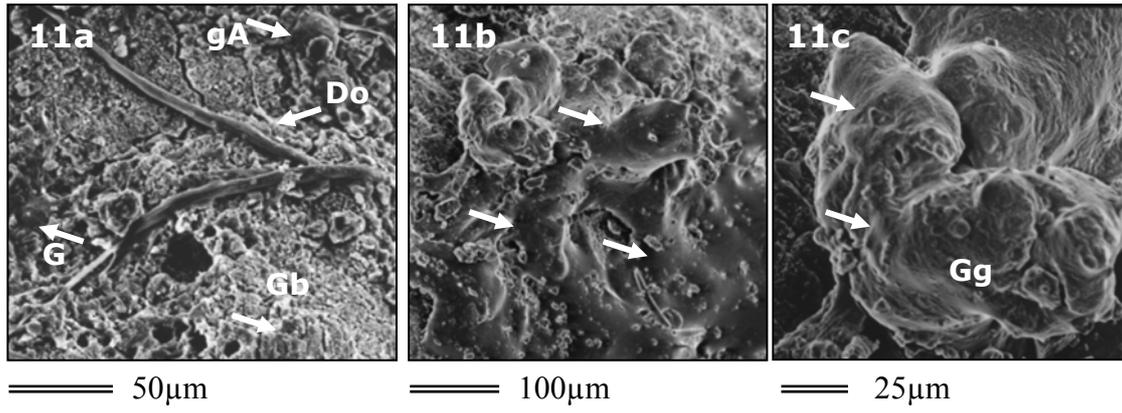
#### **Degenerationsprozesse**

Nicht selten findet man Ansammlungen des Photobionten *Dichotrix orsiniana* auf der Gesteinsoberfläche, die sich aus der für *Placynthium nigrum* charakteristischen lockeren Thallusorganisation lösen (**Abb. 12a**). Die auf dem Substrat liegenden Trichome degenerieren, setzen die innerhalb des Fadens gebildeten Hormogonien frei und stehen so potentiell für mögliche Relichenisierungsprozesse und Gewebeneubildungen zur Verfügung (**Abb. 12b**). Mit starker Gallertisierung der organischen Partikel beginnt der Aufbau von neuem Grundgewebe (**Abb. 12c**). Reste der Blaualgenfäden werden inkorporiert.

Die Blaualgenflechte *P. nigrum* zeigt unter den herrschenden Kulturbedingungen ein hohes Regenerationspotential, ausgeprägte Wachstums- und beginnende Ansiedlungsprozesse. Während des ersten Versuchsjahres zeigen die Auswertungen der Primärversuche, wie sich kleine Thalli von *P. nigrum* in der Größe von 100-200µm entwickeln und auf der Kalksteinoberfläche ansiedeln.

**Abb. 11a-i** Ansiedlungsprozesse von *Placynthium nigrum* auf Gotland. **(a)** Organische Ansammlungen auf der Gesteinsoberfläche. Einzelne Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (Do), Gewebebrösel (Gb), Gallerte (G) und gallertisierte Algen (gA) sind zu erkennen. **(b)** Intensive Gallertausscheidung (Pfeile). **(c)** Aufbau von neuem Grundgewebe im Schutz der Gallerte (Gg). **(d)** Gewebekonglomerat (Gko) auf der Gesteinsoberfläche (Pfeil). **(e)** Einzelne Pilzhyphen (H) befestigen das Gewebe auf der Gesteinsoberfläche. **(f)** Auswachsende Hyphen dienen der Fixierung größerer Gewebekonglomerate (Gko). **(g)** Fixierung unstrukturierter Gewebebrösel (Gb) durch auswachsende Hyphen (H). **(h)** Hyphen (H) vernetzen unstrukturierte Gewebebrösel (Gb) miteinander, bis ein homogenes Grundgewebe aufgebaut ist.

**Abb. 12a-c** Degenerationsprozesse bei *Placynthium nigrum* auf Gotland. **(a)** Isolierte Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (Do) auf der Gesteinsoberfläche. **(b)** Die Trichome von *Dichotrix orsiniana* (Do) degenerieren und setzen Hormogonien (Ho) frei. **(c)** Mit starker Gallertisierung (G) setzt die Bildung des neuen Grundgewebes (Gg) ein.



### I. 4.2.2 Die Interaktionsversuche mit den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft

Die Auswertung der Kulturexperimente hat gezeigt, dass die für das Freiland präparierten Flechtenkulturen sowohl im Frühjahrs- als auch im Herbstansatz im Wesentlichen die gleichen Entwicklungsphasen durchlaufen und identische intra-spezifische Interaktionsmuster ausbilden. Unterschiede werden lediglich im zeitlichen Verlauf der Differenzierungsprozesse deutlich. Die im Frühjahr angesetzten Versuche zeigen vergleichsweise zu den im Herbst präparierten Proben einen verzögerten Entwicklungsverlauf.

In der folgenden Darstellung steht zunächst die Beschreibung der allgemeinen Differenzierungsprozesse im Vordergrund. Um Unterschiede deutlicher herausstellen zu können, sollen zum Ende dieses Kapitels die einzelnen Entwicklungsphasen unter Berücksichtigung der Zeitangaben gesondert dargelegt werden. Für die im Freiland (Gotland & Neandertal) angesetzten Proben erfolgt die detaillierte Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien exemplarisch anhand der im Herbst angesetzten Kulturen.

#### II. 4.2.2.1 *Placynthium nigrum*

Die Krustenflechte *Placynthium nigrum* zeigt in allen Versuchsansätzen unabhängig von ihrem Interaktionspartner eine kontinuierliche Weiterentwicklung. Die unter IV.1.2.1 detailliert beschriebenen Regenerations-, Wachstums- und Ansiedlungsprozesse setzen sich auf allen Objektträgern während der gesamten Kulturdauer der Interaktionsversuche fort. Die bereits während der Primärversuche erfolgreich angesiedelten Thalli entwickeln sich in den folgenden Versuchsjahren kontinuierlich weiter und nehmen an Masse zu (**Abb. 13a**). Zum Ende der Kulturzeit nach insgesamt drei Jahren zeigt die Gesteinsoberfläche massive Neuansiedlungen (**Abb. 13b**). Mehrere Millimeter große, jetzt mit bloßem Auge sichtbare Thalli haben das Substrat besiedelt und differenzieren im Randbereich den für *P. nigrum* charakteristischen schwarz-grün gefärbten, saumartigen Prothallus (**Abb. 13c**). Stellenweise wird die gesamte Gesteinsoberfläche von einem dichten Pilz-Algent Teppich überzogen (**Abb. 13d**), auf dem sich wiederum neue Areolen von *P. nigrum* formieren können (**Abb. 13e**). Die detailliert dargestellte Entwicklung von *P. nigrum* vollzieht sich gleichermaßen auf allen angesetzten Objektträgern unabhängig vom beteiligten Interaktionspartner. Daher wird in der folgenden Beschreibung der sich zwischen den einzelnen Flechtenarten ausgebildeten Interaktionsmuster auf die gesonderte Darstellung von *P. nigrum* verzichtet.

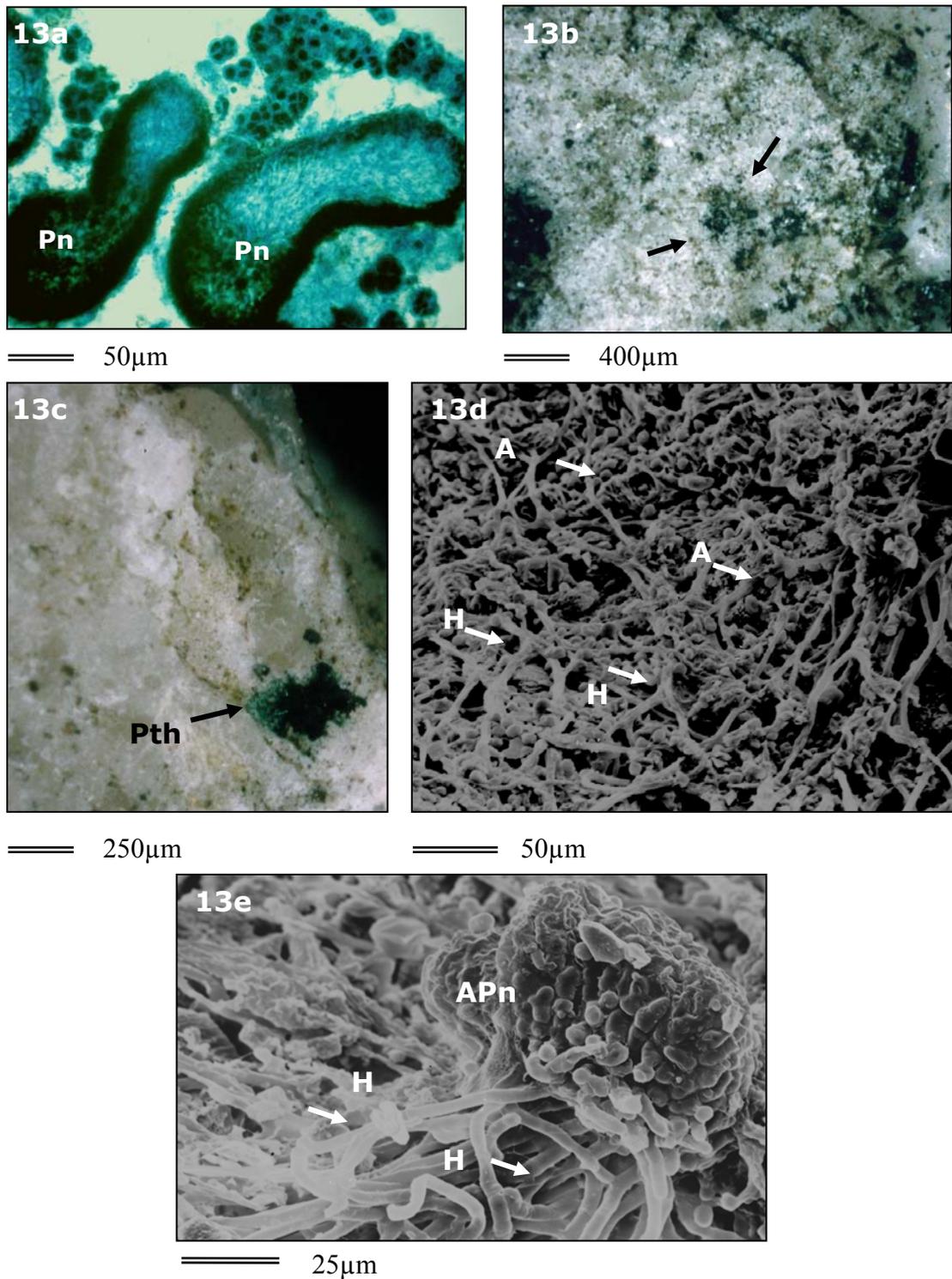
#### II. 4.2.2.2 *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

Die Blaualgenflechten *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum* zeigen beide unter den bestehenden Kulturbedingungen ein hohes Wachstums- und Differenzierungspotential, durch das es zur Ausbildung spezifischer Interaktionsmuster zwischen beiden Arten kommt.

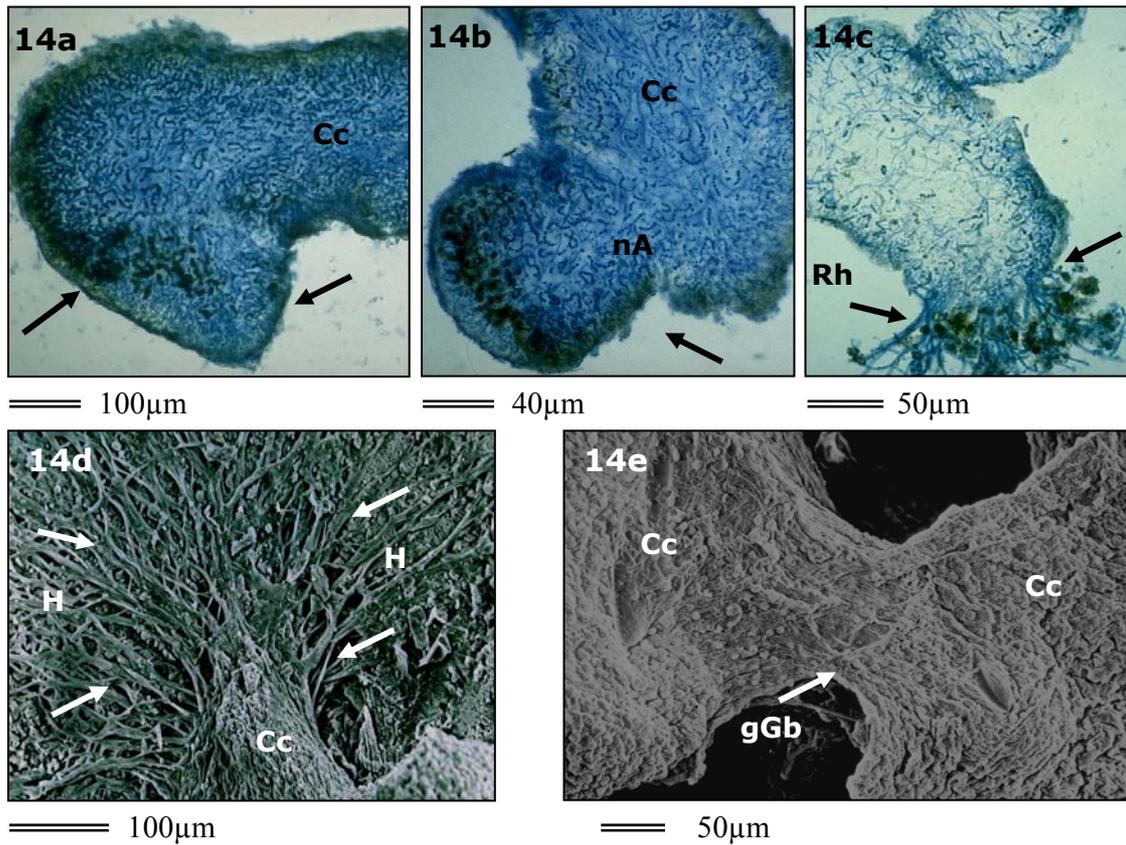
##### *Collema cristatum*

In anatomischen Schnittpräparaten einzelner Bruchstücke von *C. cristatum* erkennt man eine starke Anfärbung mit Lactoglycerin-Baumwollblau. Der benutzte Farbstoff bewirkt eine Einfärbung des Protoplasten der Zellen. Eine besonders intensive Färbung weist auf eine vermehrte Wachstumsaktivität hin. Die Fragmente von *C. cristatum* behalten unter den herrschenden Kulturbedingungen ihre Vitalität und zeigen darüber hinaus verstärktes Wachstum (**Abb. 14a**). Dies führt häufig zur Differenzierung neuer Auswüchse (**Abb. 14b**). Ebenso wachsen an mehreren Stellen des Randbereiches besonders lange Rhizoidhyphen aus den Bruchstücken heraus (**Abb. 14c**). Die Bildung derartiger Haftthyphen wird für *Collema* auch unter natürlichen Bedingungen beschrieben (Ott et al. 1997b). Mit Hilfe dieser Hyphen können unterschiedlich große Bruchstücke der Flechte direkt an die Gesteinsoberfläche fixiert werden (**Abb. 14d**). Auch spielen sie für die Ausbildung der interspezifischen Assoziation mit *P. nigrum* eine besondere Rolle, auf die später genauer eingegangen werden soll. Häufig verwachsen Bruchstücke von *C. cristatum* mehrfach miteinander, indem gallertige Hyphenbrücken entwickelt werden (**Abb. 14e**).

Die beschriebenen Wachstums- und Differenzierungsprozesse verdeutlichen das unter den Kulturbedingungen bestehende Regenerations- und Entwicklungspotential der Blaualgenflechte *C. cristatum*. In der bisherigen Darstellung wurde die jeweilige Entwicklung der beiden Flechten *P. nigrum* und *C. cristatum* gesondert dargestellt. In der Folge sollen die unter den Kulturbedingungen zwischen den beiden Arten differenzierten interspezifischen Interaktionsmuster detailliert herausgearbeitet werden.



**Abb. 13a-e** Interaktionsversuche – Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum*. (a) Thalli von *P. nigrum* (*P. n*) zeigen aktive Wachstumsprozesse. (b) Massive Neuansiedlungen auf der Gesteinsoberfläche (Pfeile). (c) Neuansiedlung von *P. nigrum*. Im Randbereich des neu angesiedelten Gewebes ist der für *P. nigrum* charakteristische schwarz-grüne Prothallus deutlich zu erkennen. (d) Die Gesteinsoberfläche wird massiv von einem dichten Pilz-Algent Teppich überzogen (H, Pilzhyphen; A, Algen). (e) Auf dem Pilz-Algent Teppich entwickeln sich neue Areolen von *P. nigrum* (AP), die mit Hilfe von Pilzhyphen (H) auf dem Substrat befestigt werden.



**Abb. 14a-e** Interaktionen auf Gotland– Wachstumsprozesse bei *Collema cristatum* (Cc). **(a)** Vitales Fragment von *C. cristatum* (Cc) zeigt Wachstumstendenzen (Pfeile). **(b)** Neu entstandener Gewebeauswuchs (nA) bei *C. cristatum* (C.c). **(c)** Auswachsene Rhizoidhyphen (Rh) von *C. cristatum*. **(d)** *C. cristatum* (Cc) besiedelt die die Gesteinsoberfläche. Pilzhyphen (H) fixieren die Bruchstücke von *C. cristatum* auf dem Substrat (Pfeile). **(e)** Bruchstücke von *C. cristatum* (Cc) verwachsen miteinander. Es entstehen gallertige Gewebebrücken (gGb).

#### *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

Die beiden Blaualgenflechten *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum* bilden unter den herrschenden Kulturbedingungen untereinander komplexe Assoziationsformen aus. Sie dienen einander als Substrat und verwachsen miteinander.

Auf nahezu allen Objektträgern siedeln sich die Fragmente von *C. cristatum* mit Hilfe ihrer extrem langen Rhizoidhyphen nicht nur auf dem Gestein (s. o.), sondern auch auf der Oberfläche von *P. nigrum* an. Dabei spielt es keine Rolle, ob es sich um die Oberfläche der Areolen (**Abb. 15a**) oder der aufgeklebten Brösel handelt (**Abb. 15b**). Die so entstandenen *Placynthium/Collema*-Konglomerate können sich auf der Gesteinsoberfläche festsetzen. Neben der eigenen Verankerung unterstützen die Haft-hyphen auch die Entwicklung der interaktiven Assoziation zwischen den beiden Flechten. In den langen Rhizoidhyphen von *C. cristatum* (s. o.) verfangen sich zunächst passiv kleinste undifferenzierte organische Partikel sowie Gewebebrösel von *P. nigrum* (**Abb. 15c**). Schließlich werden diese von den Rhizoidhyphen umwickelt, so dass die zunächst nur locker fixierten Gewebepartikel kompakt eingebunden werden (**Abb. 15d**),

sich weiterentwickeln und an Masse zunehmen können. Die einzelnen Brösel von *P. nigrum* verwachsen miteinander und differenzieren sich im Verlauf der Kulturdauer zu einem zusammenhängenden, ca. 600µm großen Gewebekonglomerat, das sich durch kontinuierliche Wachstumsprozesse weiterentwickelt. Die für *P. nigrum* bereits beschriebenen Regenerations- und Wachstumsprozesse finden weiterhin statt (II. 4.2.1), Blaualgenfäden von *Dichotrix orsiniana* wachsen aus der Oberfläche heraus, werden von den Mycobiontenhyphen umwickelt und so erneut in das Thallusgewebe inkorporiert. An dem noch locker strukturierten Gewebe beginnt durch die im Randbereich einsetzende Gallertbildung die Differenzierung einer geschlossenen, homogenen Oberfläche.

Neben der passiven Verankerung von Gewebepartikeln in den Rhizoidhyphen, lassen sich auch aktive Ansiedlungsprozesse beobachten. Kleinste Gewebebrösel von *P. nigrum* siedeln sich auf der Oberfläche der Loben von *C. cristatum* aktiv an (**Abb. 15e**). Der Ansiedlungsprozess von *P. nigrum* beginnt mit dem Auswachsen einzelner Kontakthyphen, die zunächst nur oberflächlich entlang der *Collema*-Lobe wachsen (**Abb. 15f**). Im fortgeschrittenen Verlauf nimmt die Anzahl der auswachsenden Hyphen zu, die jetzt als Verankerungshyphen in den oberen Rindenbereich der *Collema*-Lobe eindringen und die Gewebebrösel befestigen (**Abb. 15g**). Die so an der Lobenoberfläche von *Collema* angehefteten Brösel von *P. nigrum* können sich weiterentwickeln und nehmen an Größe zu (**Abb. 15h**). Die gebildete Assoziation zwischen *C. cristatum* und *P. nigrum* ist zu diesem Zeitpunkt noch sehr fragil. Mit dem Erreichen einer bestimmten Gewebegröße wird eine zusätzliche Befestigung und Stabilisierung notwendig. Durch die zunehmende Gallertisierung der Kontaktstellen zwischen dem angesiedelten Gewebe von *P. nigrum* und der Lobenoberfläche von *C. cristatum* kommt es zur Verleimung und notwendigen Verstärkung der bereits gebildeten Assoziation (**Abb. 15i**). Zum Ende der Kulturdauer haben sich die *Placynthium/Collema* Konglomerate zu einer stabilen Flechtenassoziation entwickelt, bei der jede Flechte für sich weitere Wachstums- und Differenzierungsprozesse durchläuft. Die gebildete Assoziation befindet sich in einem dynamischen Entwicklungsprozess. Beide Arten bleiben für sich erkennbar, die Verschmelzung zu einem einheitlichen Mischthallus unterbleibt.

#### II. 4.2.2.3 *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

Auch die beiden Gallertflechten *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea* differenzieren unter den Kulturbedingungen spezifische Interaktionsmuster. Innerhalb der hier gebildeten Flechtenassoziation scheint *P. nigrum* durch das außergewöhnliche Wachstums- und Regenerationspotential gegenüber dem beteiligten Interaktionspartner *S. symphorea* eine dominante Rolle einzunehmen.

##### *Synalissa symphorea*

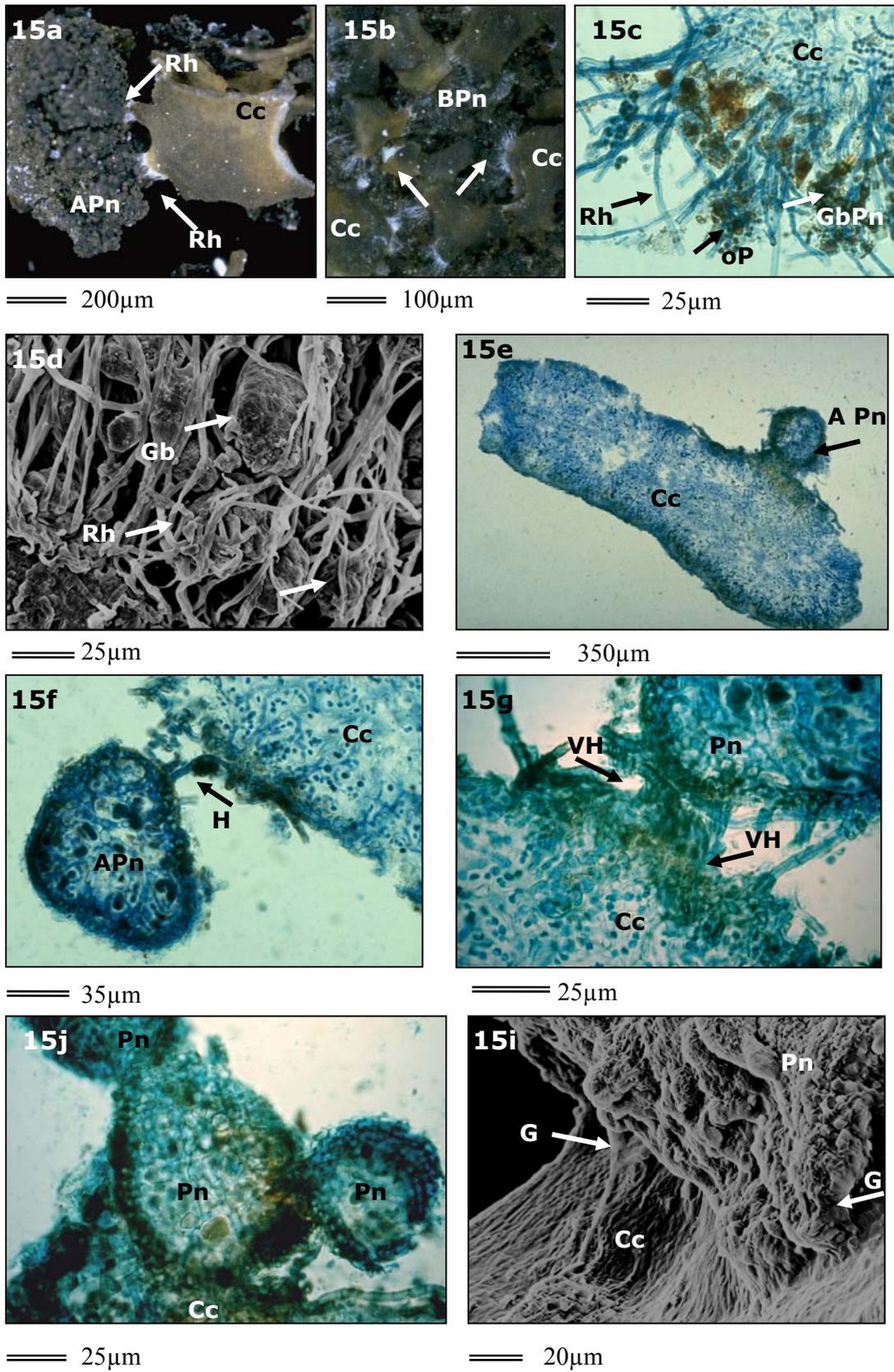
Während sich die Bruchstücke von *Collema cristatum* durch die Ausbildung der langen Rhizoidhyphen direkt auf der Gesteinsoberfläche ansiedeln können, zeigen die Fragmente von *Synalissa symphorea* dieses Ansiedlungspotential nicht. Ansiedlungs-

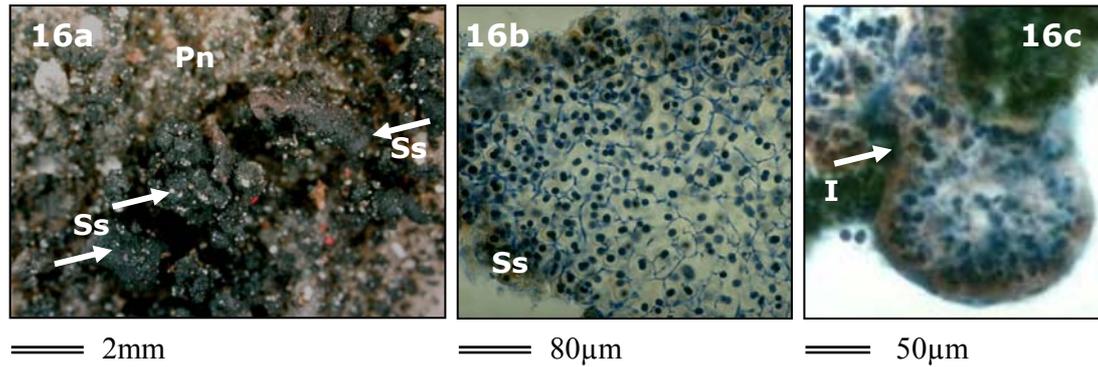
prozesse finden nur auf organischem Material statt, so z. B. auf der Oberfläche der für die Versuche aufgeklebten Brösel von *P. nigrum* (**Abb. 16a**). Die detaillierte Beschreibung der Ansiedlung soll unten erfolgen. Die Fragmente von *S. symphorea* bleiben vital (**Abb. 16b**). Ihre Vitalität korreliert aber offensichtlich mit dem Grad der Fremdbesiedlung (s. u.). An vitalen Fragmenten von *S. symphorea* können sich vereinzelt kleine Isidien ähnliche Abschnürungen entwickeln, die der vegetativen Vermehrung dienen (**Abb. 16c**). Insgesamt zeigen die Bruchstücke von *S. symphorea* unter den Kulturbedingungen ein geringes Regenerationspotential und eine relativ geringe Wachstumsaktivität. Die Mehrheit der Synalissafragmente weist am Ende der Kulturzeit fortgeschrittene Degenerationserscheinungen auf und ist stark besiedelt. Die detaillierte Darstellung erfolgt mit der Beschreibung der zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* ausgebildeten Interaktionsmuster.

#### *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

Die ersten Interaktionsmuster zwischen den beiden Gallertflechten *P. nigrum* und *S. symphorea* zeigen sich durch den beginnenden Besiedlungsprozess vitaler Fragmente von *S. symphorea*. Die Fremdbesiedlung wird durch die Anlagerung einzelner Pilzhyphen und Algen eingeleitet (**Abb. 17a**). Dabei handelt es sich nicht um die typischen blau-schwarzen und besonders dicklumigen Mycobiontenhyphen von *P. nigrum*, sondern um relativ dünnlumige Hyphen eines hier nicht eindeutig zu charakterisierenden Pilzes. Die Besiedlung von *S. symphorea* schreitet kontinuierlich fort, indem sich zusätzlich Blaualgenfäden des Photobionten *D. orsiniana* flächig auf der gesamten Oberfläche anlagern (**Abb. 17b**). Die mit einer dicken Gallertscheide umgebenen Fäden des Photobionten *Dichotrix* werden durch zusätzliche Gallertansammlungen mit der Oberfläche der *Synalissa*- Bruchstücke verleimt und fixiert. Die Ansiedlungen nehmen flächenhaft zu und überziehen allseitig die gesamte Thallusoberfläche, ohne dabei in diese einzudringen. Die jetzt mehrschichtig komplett besiedelten Fragmente von *S. symphorea* zeigen in der Folge erste degenerative Veränderungen (**Abb. 17c**). Bei nur partieller Fremdbesiedlung sind keine Degenerationserscheinungen zu beobachten, die Fragmente von *S. symphorea* bleiben vital.

**Abb. 15a-i** Interaktionen auf Gotland– *Placynthium nigrum* (Pn) und *Collema cristatum* (Cc). **(a)** Bruchstücke von *C. cristatum* (Cc) auf der Oberfläche von *P. nigrum* (Pn). Lange Rhizoidhyphen (Rh) dienen der Verankerung von *C. cristatum* (Cc) an den Areolen der Blaualgenflechte *P. nigrum* (APn). **(b)** Bruchstücke von *C. cristatum* (Cc) angesiedelt auf Bröselstrukturen von *P. nigrum* (BPn). **(c)** Kleinste organische Partikel (oP) sowie Gewebebrösel von *P. nigrum* (GbPn) verfangen sich in den langen Rhizoidhyphen (Rh) der Blaualgenflechte *C. cristatum* (Cc). **(d)** Gewebebrösel (Gb) werden von den Rhizoidhyphen (Rh) umschlungen und fixiert. **(e)** Kleinste Areolen von *P. nigrum* (APn) siedeln sich auf der Oberfläche von *C. cristatum* (Cc) an. **(f)** Einzelne Kontakthyphen (H) wachsen aus den Areolen von *P. nigrum* (APn) aus und dienen der oberflächlichen Befestigung an *C. cristatum* (Cc). **(g)** Die Anzahl der Verankerungshyphen (VH) von *P. nigrum* nimmt zu. Sie dringen tiefer in die Rindenschicht von *C. cristatum* (Cc) ein (Pfeile). **(h)** Die angesiedelten Thalli von *P. nigrum* (Pn) entwickeln sich weiter und nehmen an Masse zu. **(i)** Zusätzliche Stabilisierung von *P. nigrum* (Pn) auf der Oberfläche von *C. cristatum* (Cc) durch Gallertausscheidung (G).





**Abb. 16a-c** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Synalissa symphorea* (*Ss*). **(a)** Bruchstücke von *S. symphorea* (*Ss*) siedeln sich auf der Oberfläche der Bröselstrukturen von *P. nigrum* (*Pn*) an (Pfeile). **(b)** Vitales Fragment von *S. symphorea* (*Ss*). **(c)** Isidienähnliche (I) Abschnürung bei *S. symphorea* (*Ss*).

Schließlich entsteht ein komplexes undifferenziertes Gewebekonglomerat aus mehreren, z. T. degenerierten oder vitalen Fragmenten von *S. symphorea*, die über starke Gallertansammlungen mit einzelnen *Dichotrix*-Fäden, Blaualgenkolonien (z. B. *Gloeocapsa*), Ansammlungen von Pilzhypen und degenerierten Flechtenbruchstücken sowie zahlreiche, in Gallerte eingelagerte Bakterien miteinander assoziieren (**Abb. 17d**). Die Gallerte fungiert als Kittsubstanz und hält das gesamte Gefüge zusammen, indem sämtliche organischen Bestandteile miteinander verklebt werden. Degenerierte Fragmente von *S. symphorea* sind aber nicht immer Folge einer zu stark fortgeschrittenen Fremdbesiedlung. Man findet auch durch die Präparation für die Kulturversuche verursachte fragmentierte Stücke, die sich im Verlauf der Kulturdauer nicht wie die Fragmente der Blaualgenflechten *C. cristatum* und *P. nigrum* regenerieren konnten, daher direkt als Besiedlungssubstrat genutzt und in das Flechtenkonglomerat eingebaut werden (**Abb. 17e**).

In der bisherigen Beschreibung ist dargelegt worden, wie vorwiegend einzelne Bionten mit Hilfe der massiven Gallertausscheidung die Oberfläche der Synalissafragmente besiedeln können und letztlich komplexe Assoziationsgefüge entstehen, indem mehrere Fragmente miteinander verkleben und aneinander befestigt werden. Auch kleine ausdifferenzierte Thallusareolen von *P. nigrum* können die Oberfläche von *S. symphorea* besiedeln. Einzelne Hyphen des Mycobionten von *P. nigrum* wachsen aus den Areolen heraus und bilden zunächst eine nur sehr instabile Assoziation, indem sich die typischen schwarz-blauen, auffallend dicklumigen Hyphen nur oberflächlich an den Fragmenten von *S. symphorea* fixieren, ohne dabei in den Thallus einzudringen (**Abb. 17f**). Auch hier wird die Verankerung mit den einzelnen Hyphen von *P. nigrum* zusätzlich durch Gallerte stabilisiert. Im fortgeschrittenen Stadium dringen die Verankerungshyphen wenige µm tief in den Thallus hinein und verfestigen so den noch

sehr locker bestehenden Kontakt (**Abb. 17g**). An verletzten oder degenerierten Bruchstücken von *S. symphorea* wachsen die Hyphen von *P. nigrum* leichter durch die zerstörte Oberfläche direkt in die Fragmente ein (**Abb. 17h**). Die so fixierten Areolen von *P. nigrum* entwickeln sich durch kontinuierliche Wachstumsvorgänge weiter und nehmen an Masse zu. Der Ansiedlungsprozess von *P. nigrum* auf *S. synalissa* setzt sich fort. Auch hier treten nach nahezu vollständiger Besiedlung der Synalissaoberfläche deutliche Degenerationsprozesse ein. In den hier beschriebenen interspezifischen Assoziationsmustern zwischen den beiden Gallertflechten *S. symphorea* und *P. nigrum* werden die Bruchstücke von *S. symphorea* vorwiegend als Substrat genutzt. Nur selten lässt sich die Ansiedlung einzelner Bruchstücke von *S. symphorea* auf der Oberfläche von *P. nigrum* beobachten (**Abb. 17i**). Die Anheftung erfolgt in diesen Fällen durch massive Gallertausscheidung (**Abb. 17j**), ist aber sehr instabil.

Unter den herrschenden Kulturbedingungen entstehen zwischen den beiden Gallertflechten *P. nigrum* und *S. symphorea* Konglomerate, die vornehmlich durch die starke Gallertbildung zusammengehalten werden. Die häufig einsetzende Zersetzung oder Degeneration der Thallusfragmente von *S. symphorea* ist häufig die Folge der intensiven Besiedlung. Regenerative Prozesse werden bei den Flechtenbruchstücken von *S. symphorea* nicht beobachtet. In dem interspezifischen Interaktionsgefüge der beiden beteiligten Arten ist die Flechte *P. nigrum* dominant, sie bleibt vital und entwickelt sich durch kontinuierliche Wachstums- und Differenzierungsprozesse weiter. Die massive Gallertisierung zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* ist sehr auffallend und scheint für die Ausbildung der interspezifischen Assoziationskomplexe dieser beiden Flechtenarten von besonderer Bedeutung zu sein.

#### **II. 4.2.2.4 *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida***

Die Grünalgenflechte *L. lurida* zeigt unter den Kulturbedingungen ein anderes Wachstumsverhalten als am natürlichen Standort. Ihr Regenerationspotential ist sehr gering und die meisten Fragmente von *L. lurida* degenerieren im Verlauf der Kulturperiode. *P. nigrum* nutzt die degenerierten Bruchstücke von *L. lurida* als Besiedlungssubstrat.

##### *Lecidea lurida*

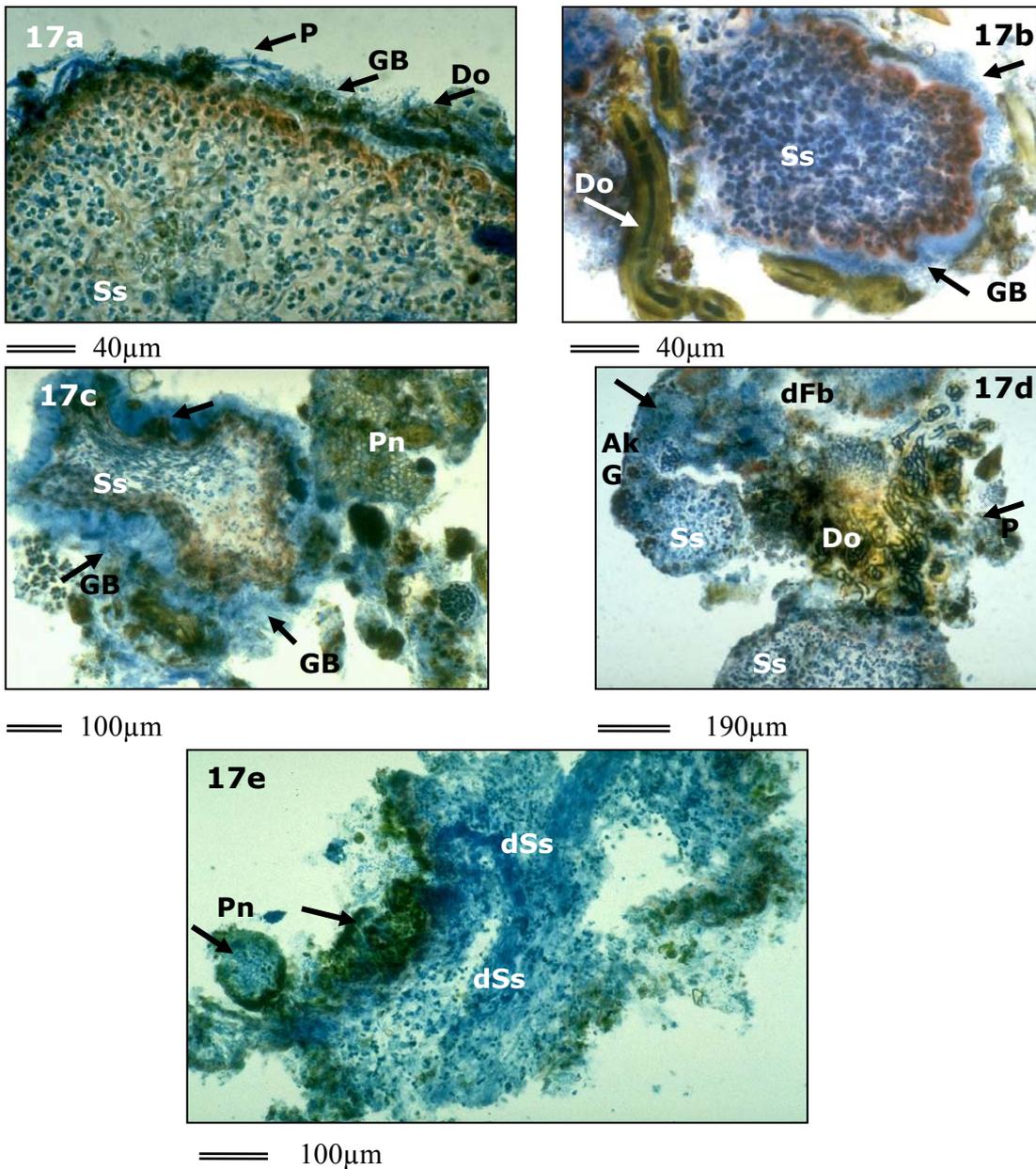
Wie am natürlichen Standort (Osenberg 1993) können sich die Bruchstücke von *Lecidea lurida* auch unter den Kulturbedingungen nicht direkt auf der Gesteinsoberfläche ansiedeln. Das geringe Ansiedlungspotential der Grünalgenflechte beschränkt sich nicht nur auf die anorganische Oberfläche des Kalkgesteins. Während am natürlichen Standort im Freiland die Flechte *L. lurida* die Blaualgenflechte *P. nigrum* auffallend oft als Besiedlungssubstrat nutzt (Osenberg 1993), zeigen ihre Bruchstücke in den Kulturversuchen mit *P. nigrum* dieses Ansiedlungspotential nicht. Nur selten wachsen nach fortgeschrittener Kulturzeit aus der Markschrift (**Abb. 18a**) oder dem Randbereich (**Abb. 18b**) der Grünalgenflechte kurze Hyphen aus. Die unter den Kulturbedingungen auswachsenden Hyphen sind wesentlich kürzer als jene auffal-

länglichen Rhizoidhyphen, die von *L. lurida* im Freiland gebildet werden. Regenerative Prozesse scheinen sich nur an minimal verletzten Bruchstücken zu vollziehen, offene Oberflächen werden hier durch starke Gallerteinlagerung verschlossen (**Abb. 18c**). Der überwiegende Teil der für die Versuche präparierten Fragmente von *L. lurida* degenerieren im Verlauf der Kulturzeit. So findet man häufig stark fragmentierte, nahezu vollständig zerstörte Bruchstücke von *L. lurida*, mit abgestorbener Algen-schicht. (**Abb. 18d**). Vollständig degenerierte oder zerstörte Fragmente besitzen die Tendenz, miteinander zu verwachsen und ein unstrukturiertes Gewebekonglomerat zu bilden (**Abb. 18e**). Die entstandenen Konglomerate spielen, wie später beschrieben wird, für die Bildung des Assoziationskomplexes mit *P. nigrum* eine bedeutende Rolle.

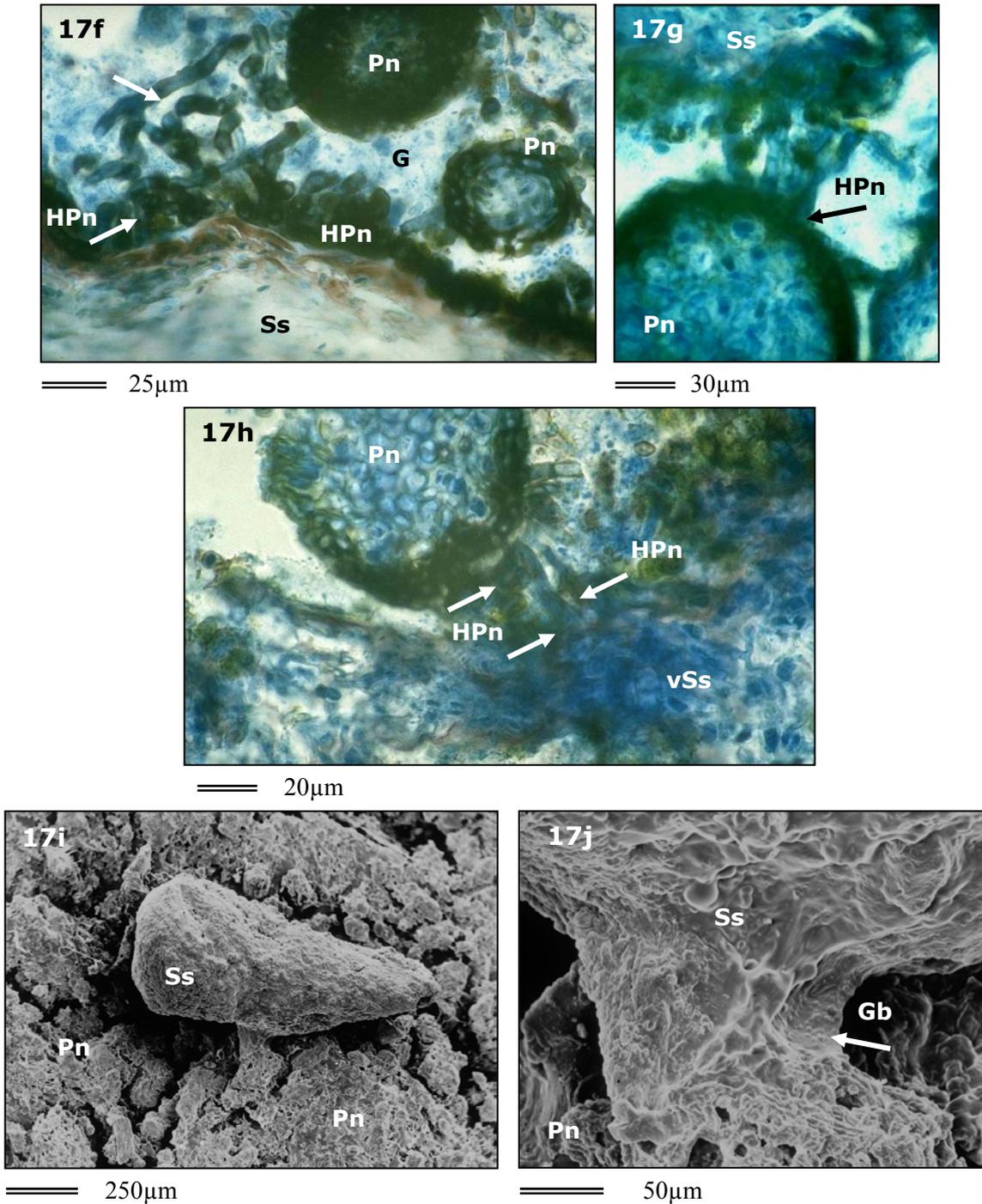
#### *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

Fragmente der Grünalgenflechte *Lecidea lurida* zeigen auf ihrer kompakten Rinde schwärzliche Auflagerungen (**Abb. 19a**). In rasterelektronen- sowie lichtmikroskopischen Aufnahmen erkennt man, dass Pilzhyphen der Blaualgenflechte *P. nigrum* vorwiegend auf der Oberfläche von *L. lurida* (**Abb. 19 b&c**), vereinzelt aber auch in die Epinekralschicht der oberen Rinde einwachsen (**Abb. 19d**), ohne dabei in die tieferen Schichten einzudringen. Mit fortgeschrittener Kulturdauer kommt es zusätzlich zur Ansammlung von Gallerte und Blaualgen (**Abb. 19e**). Hierbei handelt es sich immer um rein oberflächliche Auflagerungen. Stellenweise findet man neben einzelnen Hyphen und Blaualgen auch erste Thalli von *P. nigrum*, die sich auf der Oberfläche von *L. lurida* ansiedeln. Aus dem bis zu 200µm großen Thallusgewebe von *P. nigrum* wachsen einzelne, leicht gallertisierte Hafthyphen heraus, um das Gewebe an der Epinekralschicht der Rinde zu befestigen (**Abb. 19f**). Der entstandene Kontakt zwischen beiden Flechten ist noch sehr instabil, so dass beim Anfertigen von anatomischen Schnittpräparaten das gebildete Assoziationsgefüge zerfällt. Die Verankerungshyphen dringen noch nicht in die tieferen Schichten der kompakten Rinde von *L. lurida* ein, es wird also noch keine stabile Assoziation zwischen beiden Flechten gebildet.

Für die erfolgreichen Ansiedlungsprozesse scheint das Markgewebe von *L. lurida* besser geeignet zu sein als ihre kompakte Rindenstruktur. Kleine Gewebebrösel von *P. nigrum* können sich durch einzelne Hyphen an der Unterseite der bereits degenerierenden *L. lurida* Fragmente befestigen, indem sie zwischen den locker verwobenen Hyphen des Markgewebes einwachsen (**Abb. 19g**). Der Ansiedlungsprozess an der morphologischen Unterseite ist wesentlich weiter fortgeschritten als die Besiedlung der kompakten oberen Rinde. Mit der massiven Zunahme der Fremdbesiedlung schreitet die bereits vorher eingesetzte Degeneration des Markgewebes fort (**Abb. 19h**). Zwischen dem abgestorbenen Gewebe der Marksicht entwickeln sich junge Areolen von *P. nigrum*, die durch auswachsende Hyphen zusätzlichen Halt finden (**Abb. 19i**). Die Fremdansiedlungen an der degenerierten Marksicht nehmen zu (**Abb. 19j**). Das angesiedelte Gewebekonglomerat besteht aus einem undifferenzierten Gemisch aus Blaualgen, Gallerte und Pilzhyphen. Mehrfach verwachsen die degenerierten und stark besiedelten Thallusreste von *L. lurida* miteinander.



**Abb. 17a-e** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Synalissa symphorea* (*Ss*). **(a)** Beginnende Fremdbesiedlung von *S. symphorea* (*Ss*), (Pfeile). Pilzhyphen (*P*), einzelne Fäden von *Dichotrix orsiniana* (*Do*), sowie ein Gemisch aus Gallerte und Bakterien (*GB*) siedeln sich auf der Oberfläche der *Synalissa*-Fragmente an. **(b)** Fortgeschrittene Besiedlung von *S. symphorea* (*Ss*) (Pfeile). Trichome von *D. orsiniana* (*Do*), Gemisch aus Gallerte und Algen (*GA*). **(c)** Massive Ansiedlungen an den Bruchstücken von *S. symphorea* (*Ss*), (Pfeile). *Pn* – *P. nigrum*, *GB* – Bakterien- Gallertgemisch. **(d)** Konglomerat aus Fragmenten von *S. symphorea* (*Ss*), Trichome von *D. orsiniana* (*Do*), Blaualgenkolonien (*Ak*), Gallerte (*G*), Pilzhyphen (*P*) und degenerierten Flechtenbruchstücken (*d Fb*). **(e)** Degenerierte Fragmente von *S. symphorea* (*dSs*) dienen als Substrat. Ansiedlung von *P. nigrum* (*Pn*).



**Abb. 17f-j** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (Pn) und *Synalissa symphorea* (Ss). **(f)** Einzelne Pilzhyphen von *P. nigrum* (HPn) wachsen aus den Areolen heraus und bilden zunächst eine nur instabile, oberflächliche Assoziation mit *S. symphorea* (Ss). Gallerte dient der zusätzlichen Fixierung (G). **(g)** Mit fortschreitender Entwicklung dringen die Hyphen von *P. nigrum* (HPn) wenige µm in die Oberfläche von *S. symphorea* (Ss) ein (Pfeil). **(h)** An verletzten Bruchstücken von *S. symphorea* (vSs) dringen die Pilzhyphen von *P. nigrum* (HPn) leichter und tiefer ein (Pfeile). **(i)** Bruchstücke von *S. symphorea* (Ss) auf der Oberfläche von *P. nigrum* (Pn). **(j)** Bildung einer massiven Gallertbrücke (Gb) zwischen *S. symphorea* (Ss) und *P. nigrum* (Pn) (Pfeil).

Im Vordergrund der beschriebenen Wachstumsprozesse zwischen der Grünalgenflechte *L. lurida* und der Blaualgenflechte *P. nigrum* steht die nahezu vollständige Degeneration der Bruchstücke von *L. lurida* und die damit einhergehende Fremdbesiedlung durch *P. nigrum*.

#### II. 4.2.2.5 *Placynthium nigrum* / *Synalissa symphorea* / *Collema cristatum* / *Lecidea lurida*

Mit der bisherigen Ergebnisbeschreibung konnte die jeweilige Entwicklung entsprechender Initialstadien interspezifischer Interaktionen zwischen der Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* und jeweils einem weiteren Vertreter der xerophilen Flechtengemeinschaft dargestellt werden sowie Prozesse, die zur Etablierung des gesamten Systems führen.

Mit dem folgenden Kulturansatz wurde das multifaktorielle Potential der einzelnen Flechtenvertreter innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft untersucht. Die Auswertung des Kulturansatzes zeigt deutlich, dass sich die beobachteten Interaktionsprozesse der einzelnen Flechten nicht auf *P. nigrum* als Assoziationspartner beschränken, vielmehr interagieren alle beteiligten Arten in komplexer Weise miteinander (**Abb. 20a**). Die in den einzelnen Interaktionsversuchen detailliert beschriebenen Wachstums-, Regenerations- und Entwicklungsprozesse der einzelnen Flechtenpartner wiederholen sich wie auch die Ausbildung der jeweils charakteristischen Interaktionsmuster zwischen *P. nigrum* und den einzelnen Vertretern.

Darüber hinaus assoziieren die Flechten *Collema cristatum*, *Synalissa symphorea* und *Lecidea lurida* in komplexer Form miteinander und zeigen teilweise ein verstärktes Wachstums- und Differenzierungspotential.

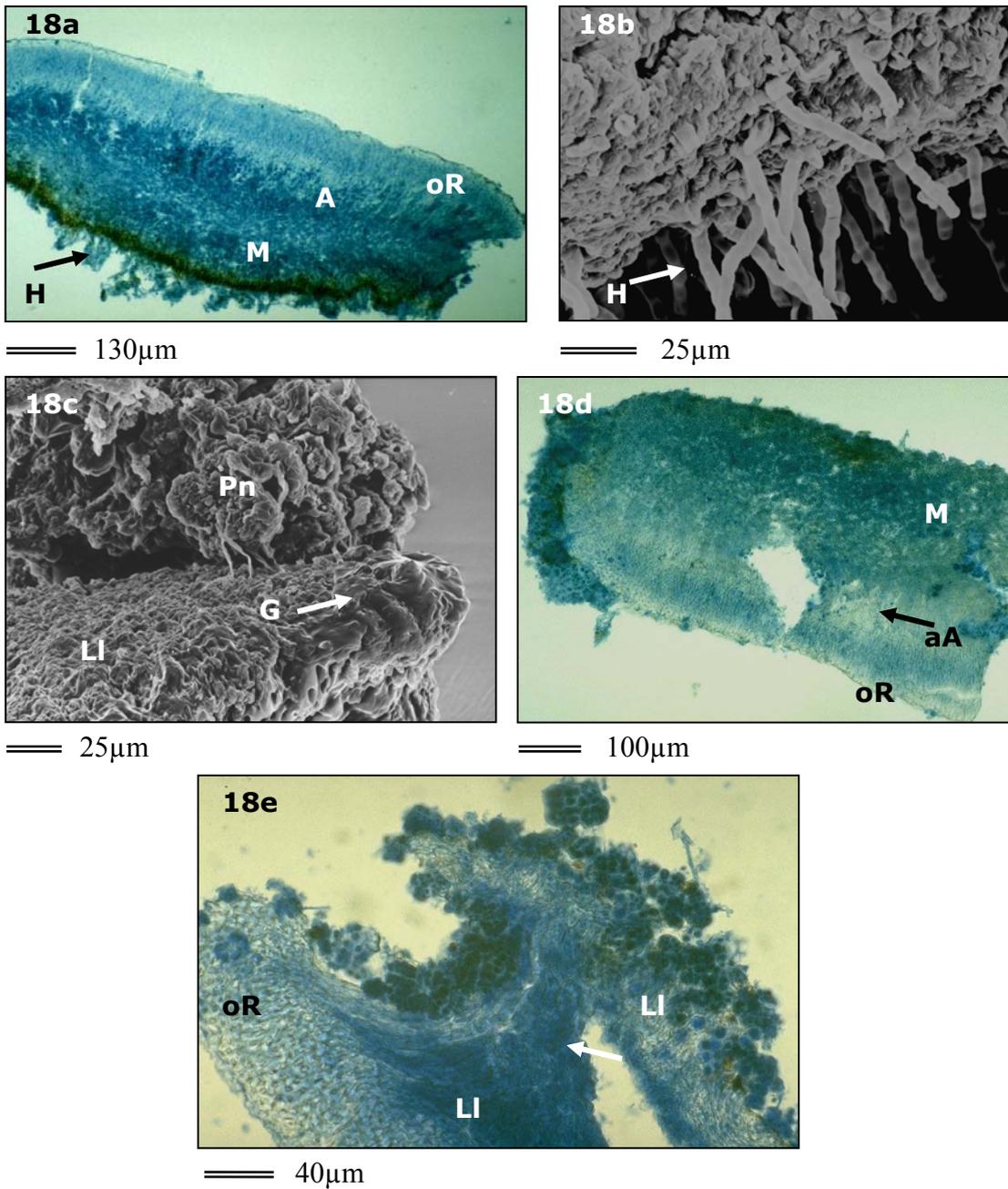
Sehr häufig verwachsen Fragmente der Blaualgenflechte *C. cristatum* mit Bruchstücken der Grünalgenflechte *L. lurida*. Mit lang auswachsenden Hyphensträngen wächst *C. cristatum* in die obere Epinekralschicht der Rinde von *L. lurida* ein und verbindet so beide Flechtenfragmente miteinander (**Abb. 20b**). Teilweise erkennt man, wie einzelne Hyphen auch in die tieferen Schichten der kompakten Rinde von *L. lurida* eindringen können (**Abb. 20c**). Fragmente von *C. cristatum* bilden Büschel von Hafthyphen und heften sich so an den Randbereich einzelner Loben von *L. lurida* (**Abb. 20d**) oder verwachsen mit dem locker strukturierten Markgewebe an der morphologischen Unterseite der Grünalgenflechte (**Abb. 20e**). Die Grünalgenflechte *L. lurida* zeigt in diesem Interaktionsansatz ein auffällig verstärktes Wachstumspotential. An der Unterseite der Loben wachsen zahlreiche lange Rhizoidhyphen aus (**Abb. 20f**), mit denen sich die Flechte unter anderem auf der Oberfläche von *P. nigrum* ansiedelt. Durch die zum Teil auffällig langen Hyphen trägt die Grünalgenflechte *L. lurida* maßgeblich zur Bildung des komplexen Interaktionsgefüges zwischen allen Assoziationspartnern bei.

Auch bei der Blaualgenflechte *S. symphorea* sind die Wachstumstendenzen verstärkt. Dies zeigt sich bezüglich des Ansiedlungspotentials der Thallusfragmente von

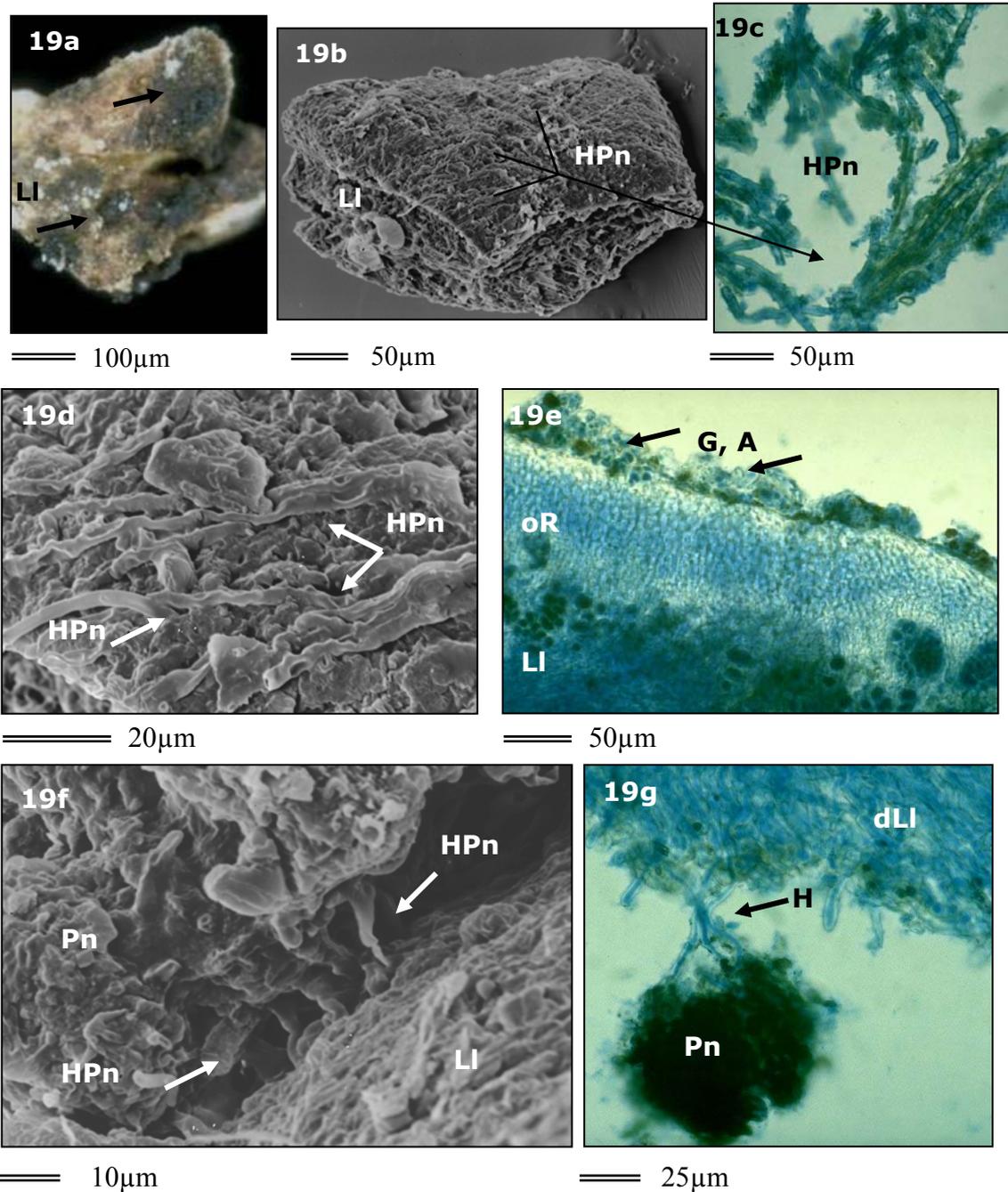
*S. symphorea* und in der Art der Ausbildung interaktiver Strukturen. Fragmente von *S. symphorea* siedeln auf der Oberfläche von *P. nigrum* an. Einhergehend mit dem Ansiedlungsprozess lösen sich zahlreiche Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* aus dem Thallus von *P. nigrum* und wachsen senkrecht zur Oberfläche aus

(**Abb. 20g**). Auch auf der Oberfläche von *C. cristatum* können sich einzelne Fragmente von *S. symphorea* festsetzen und durch die Bildung intensiver Hyphenbrücken stabil verankern (**Abb. 20h**).

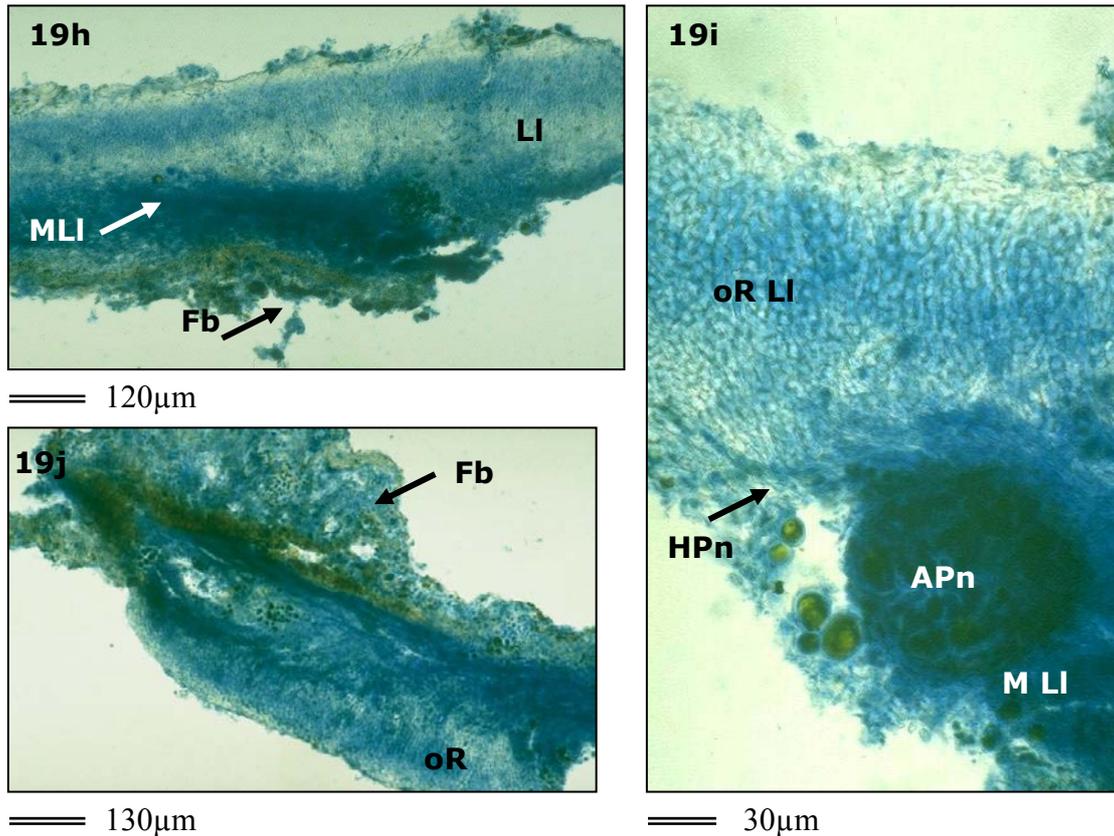
Die in diesem Versuchsansatz beobachteten Entwicklungsprozesse zwischen den Interaktionspartnern zeigen sich in verstärktem Ausmaß. So bildet sich zwischen allen Interaktionspartnern ein hoch komplexes assoziatives Gesamtgefüge, indem alle Fragmente der beteiligten Arten miteinander verwachsen (**Abb. 20i**). Die Abbildung 20i zeigt die Verankerung aller beteiligten Interaktionspartner an den langen Rhizoidhyphen der Grünalgenflechte *L. lurida*. Innerhalb der gebildeten Flechtenassoziationen zeigen sich neben degenerierten inkorporierten Fragmenten auch vitale, wachstumsaktive Areolen von *P. nigrum* (**Abb. 20j**) und vitale Fragmente von *S. symphorea*, ebenso wie wachstumsaktive Loben von *C. cristatum* (**Abb. 20k**). Insgesamt zeigen sich vielseitige abgestufte Interaktionsprozesse zwischen den einzelnen Flechtenpartnern. Es entsteht ein komplexes Assoziationsgefüge mit einem Fließgleichgewicht zwischen den beteiligten Partnern, in dem einzelne Individuen geschädigt, das gesamte System mit seinen Arten aber vital erhalten und in seiner Entwicklung gefördert wird.



**Abb. 18a-e** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(a)** Fragment von *Lecidea lurida* (*Ll*). Pilzhyphen (*H*) wachsen aus der Markschiicht (Pfeil). Obere Rinde (*oR*), Algenschicht (*A*), Markschiicht (*M*). **(b)** Aus dem Randbereich auswachsende Hyphen von *L. lurida* (*Ll*). **(c)** Regenerationsprozess bei *L. lurida* durch Gallerteinlagerung (*G*). *P. nigrum* (*Pn*), *L. lurida* (*Ll*). **(d)** Fragmentiertes Bruchstück von *L. lurida* (*Ll*) mit abgestorbener Algenschicht (*aA*). **(e)** Degenerierte Fragmente von *L. lurida* (*Ll*) zeigen die Tendenz miteinander zu verwachsen (Pfeil).

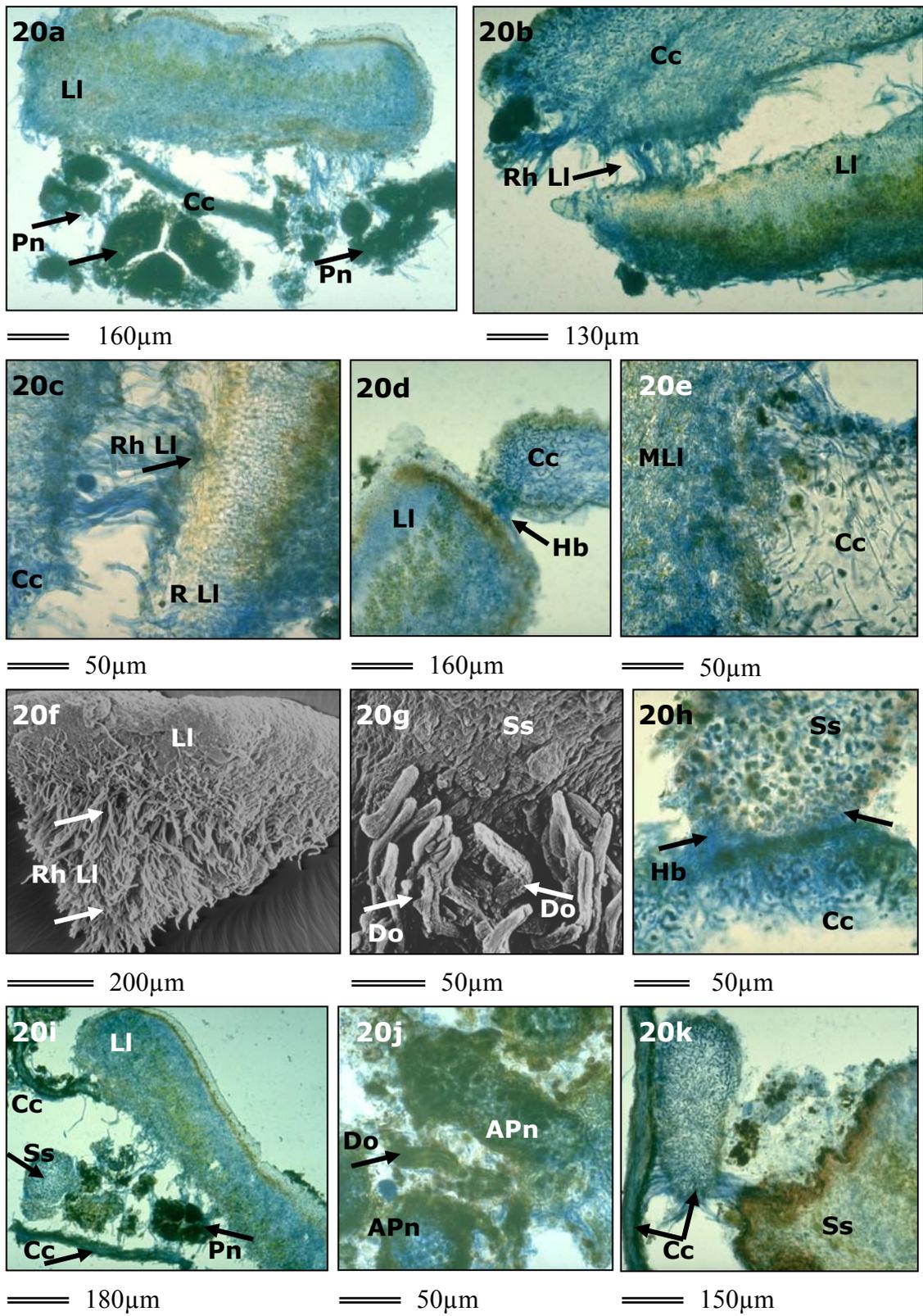


**Abb: 19a-j** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (Pn) und *Lecidea lurida* (Ll). **(a)** Fragment von *L. lurida* (Ll) mit schwärzlichen Neuansiedlungen (Pfeil). **(b&c)** Pilzhyphen von *P. nigrum* (HPn) auf der Oberfläche von *L. lurida* (Ll). **(d)** Einzelne Hyphen von *P. nigrum* (HPn) dringen in die Epinecralschicht von *L. lurida* (Ll) (Pfeil) ein. **(e)** Zunehmende Ansiedlung auf der Oberfläche von *L. lurida* (Ll). Gallerte (G), Algen (A). **(f)** Thalli der Blaualgenflechte *P. nigrum* (Pn) siedeln sich auf der kompakten oberen Rinde (oR) von *L. lurida* (Ll) an. Einzelne Haftthyphen (HPn) dringen in die obere Epinecralschicht von *L. lurida* ein und dienen der Verankerung (Pfeile). **(g)** Kleine Gebebrüsel von *P. nigrum* (Gb) siedeln sich an der Unterseite von degenerierten *L. lurida* (dLl) Fragmenten an. Einzelne Hyphen (H) dienen der Verankerung (Pfeil).



**Abb: 19h-j** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(h)** Zunehmende Degeneration des Markgewebes von *L. lurida* (*Ll*) (Pfeil) durch starke Fremdbesiedlungen (*Fb*) an der Unterseite. **(i)** Junge Areolen von *P. nigrum* (*APn*) entwickeln sich in der degenerierten Marksicht von *L. lurida* (*MLI*). **(H)** Hyphen von *P. nigrum*. **(j)** Massive Fremdansiedlungen (*Fb*) an der Unterseite von *L. lurida* (*Ll*).

**Abb: 20a-k** Interaktionen auf Gotland – *Placynthium nigrum* (*Pn*), *C. cristatum* (*Cc*), *Synalissa symphorea* (*Ss*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(a)** Interaktionskomplex zwischen allen beteiligten Flechtenpartnern. *Placynthium nigrum* (*Pn*), *C. cristatum* (*Cc*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(b)** *C. cristatum* (*Cc*) wächst mit langen Rhizoidhyphen (*RhCc*) in die obere Epinekralschicht (*ELI*) von *L. lurida* ein. **(c)** Die Rhizoidhyphen von *C. cristatum* (*RhCc*) dringen tiefer in die Rinde von *L. lurida* (*RLI*). **(d)** Fragmente von *C. cristatum* (*Cc*) heften sich mit Hyphenbüschel (*Hb*) an den Randbereich einzelner Fragmente von *L. lurida* (*Ll*) (Pfeil). **(e)** Fragmente von *C. cristatum* (*Cc*) verwachsen mit dem Mark von *L. lurida* (*MLI*). **(f)** An der Unterseite von *L. lurida* (*Ll*) wachsen massiv lange Rhizoidhyphen heraus (*RhLl*) (Pfeile). **(g)** *S. symphorea* (*Ss*) siedelt sich auf *P. nigrum* (*Pn*) an. Zahlreiche Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*) lösen sich aus dem Thallusverband (Pfeile). **(h)** *S. symphorea* (*Ss*) siedelt sich auf der Oberfläche von *C. cristatum* (*Cc*) an. Hyphenbrücken (*Hb*) dienen der Verankerung (Pfeil). **(i)** Komplexes Assoziationsgefüge zwischen allen beteiligten Flechtenpartnern. *Placynthium nigrum* (*Pn*), *C. cristatum* (*Cc*), *Synalissa symphorea* (*Ss*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(j)** Vitale, wachstumsaktive Areolen von *P. nigrum* (*APn*). *Do*, *D. orsiniana*. **(k)** Wachstumsaktive Lobe von *C. cristatum* (*Cc*). *Ss*, *S. symphorea*.



### II. 4.3 Die Kulturversuche im Neandertal

Mit dem Neandertal wurde ein Untersuchungsgebiet ausgesucht, das bezüglich des Substrats mit anstehenden Kalkplatten ähnliche Verhältnisse bietet wie die Karstalvar auf Gotland. Durch die vorherrschenden, deutlich unterschiedlichen klimatischen Verhältnisse gegenüber Gotland bietet sich die Möglichkeit, vergleichende Kulturexperimente durchzuführen, um das Potential der Flechten bezüglich ihrer allgemeinen Entwicklungs- und Differenzierungsprozesse zu testen. Im Neandertal erlaubt die Logistik des Untersuchungsgebietes eine wesentlich engmaschigere Auswertung der angesetzten Kulturexperimente. Eine detaillierte Auflistung der Probenentnahme erfolgt in einer vergleichenden Gegenüberstellung mit den Kulturversuchen aus Gotland und den Laborkulturen (s. Anhang). In der folgenden Ergebnisbeschreibung werden die zur Etablierung des Flechtensystems führenden allgemeinen Entwicklungsabläufe nur kurz dargestellt. Der Vergleich einzelner Entwicklungsphasen unter Berücksichtigung der zeitlichen Komponente erfolgt in einem späteren Kapitel (II. 4.5). Die Kulturen im Neandertal zeigten die prinzipiell gleichen Differenzierungsmustern wie sie bereits für die Kulturversuche von Gotland beschrieben wurden. Zusätzlich war die Jahreszeit (Frühjahr/Herbst) für die Ausbildung der allgemeinen Entwicklungsmuster ebenfalls nicht von Bedeutung. Die detaillierte Darstellung der verschiedenen Entwicklungs- und Interaktionsprozesse erfolgt daher nur exemplarisch anhand der im Herbst angesetzten Kulturversuche.

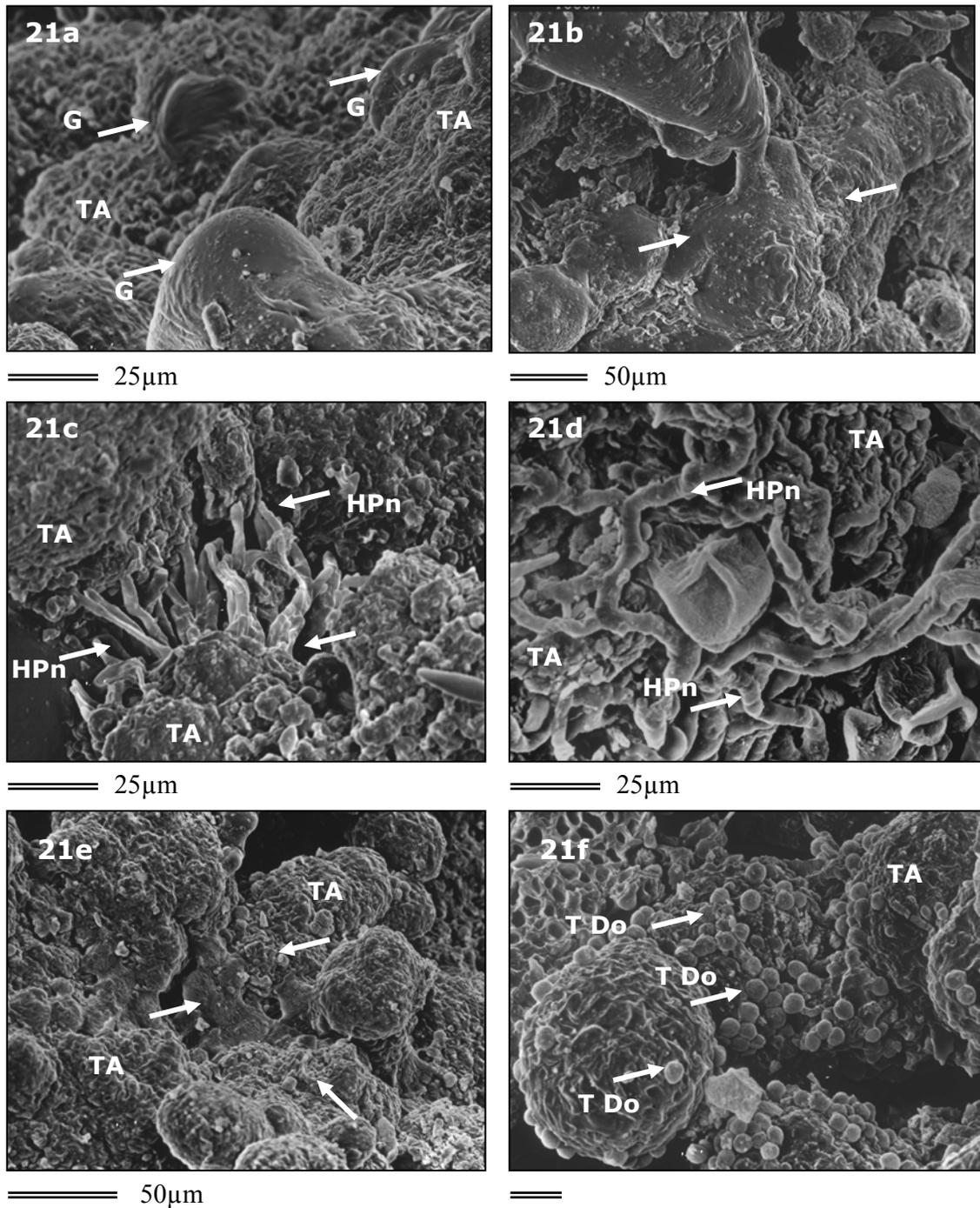
#### II. 4.3.1 Die Primärversuche mit *Placynthium nigrum*

Die auf dem gotländischen Kalkgestein angesetzten Kulturversuche im Neandertal verliefen ebenso erfolgreich wie auf Gotland. *Placynthium nigrum* zeigt auch hier trotz der offensichtlich starken klimatischen Unterschiede zwischen beiden Standorten nahezu den gleichen Verlauf der Wachstums- und Differenzierungsprozesse. So bildet die Blaualgenflechte *P. nigrum* im stadtnahen Gebiet des Neandertals weitgehend identische Entwicklungsmuster aus, wie sie auch in den Kulturexperimenten am natürlichen Standort auf Gotland beobachtet werden. Daher kann auf eine ausführliche wiederholte Beschreibung der einzelnen Differenzierungsvorgänge weitgehend verzichtet werden. Die wichtigsten allgemeinen Entwicklungsprinzipien und darüber hinaus Unterschiede zu den bisher beobachteten Entwicklungsvorgängen auf Gotland sollen dennoch kurz dargestellt werden.

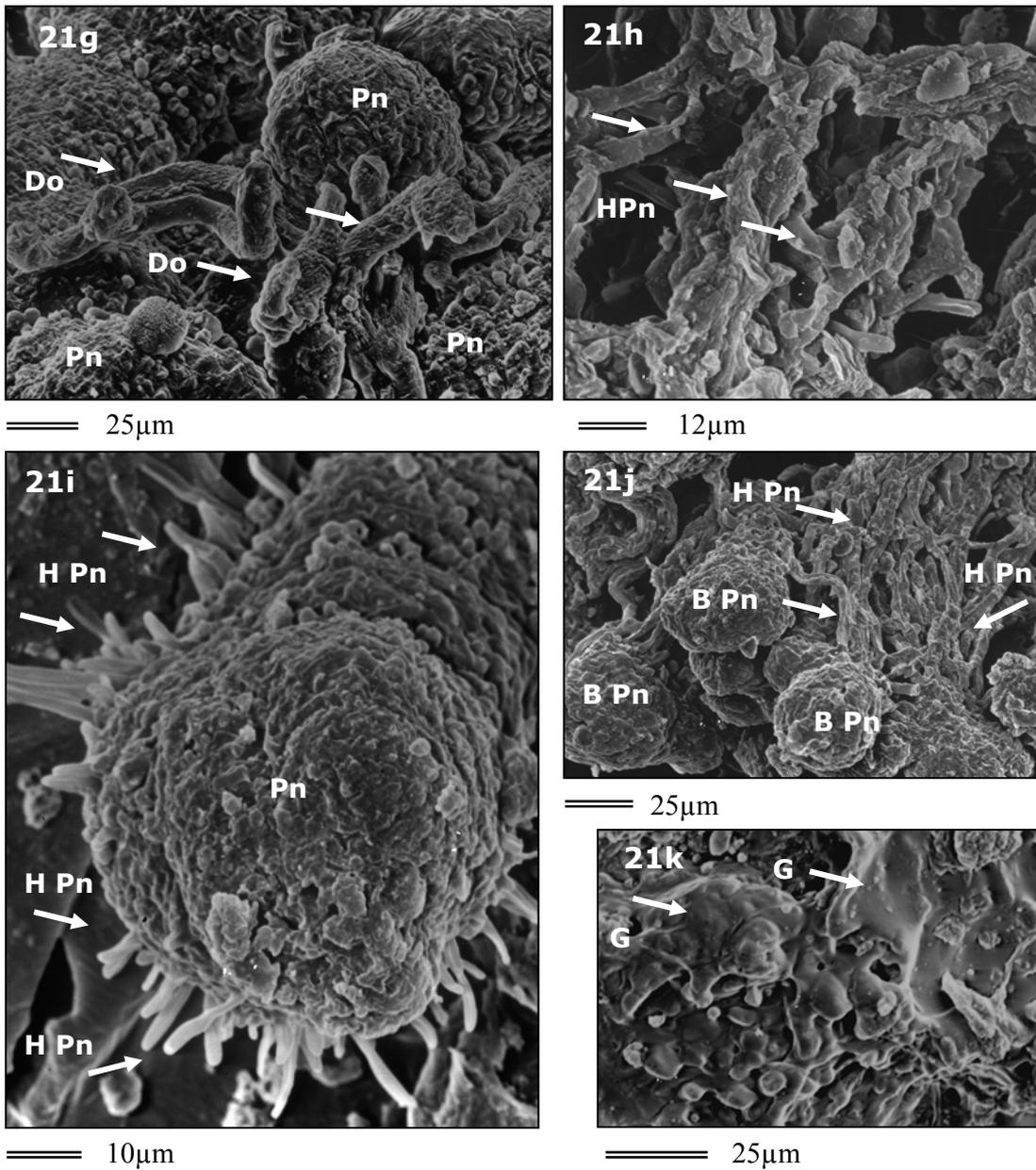
Die Ansiedlungsversuche der Blaualgenflechte *P. nigrum* auf dem im Neandertal vorkommenden karbonischem Kalkgestein verlaufen weniger erfolgreich. Wenn auch erste Wachstums- und Differenzierungsvorgänge bei der Blaualgenflechte zu beobachten sind, erfolgt die Besiedlung des Gesteins zeitlich stark verzögert. Erste Ansiedlungsstadien können sich weniger fest am Substrat befestigen, werden verweht und gehen so für weitere Differenzierungsprozesse verloren. Auf der überwiegenden Anzahl der angesetzten Proben können keine Interaktionsprozesse mit anderen Flechtenvertretern beobachten werden. Daher wird dieser Versuchsansatz nicht weiter ausgewertet und in der folgenden Ergebnisbeschreibung vernachlässigt.

### Allgemeine Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum*

Die ersten Proben des Neandertals wurden bereits 14 Tage nach der Aussaat eingesammelt und ausgewertet. Es zeigen sich Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge, die in den Proben von Gotland nach 6 Monaten zu beobachten sind. Die starke Gallertisierung der Oberfläche einzelner Teilareolen verdeutlicht die verstärkte Wachstumsaktivität (**Abb. 21a**). Diese schreitet intensiv fort, bis die gesamte Areolenoberfläche von *P. nigrum* von einem massiven Gallertteppich homogen überzogen wird (**Abb. 21b**). Die Oberflächenstruktur verändert sich allerdings nicht ausschließlich durch die homogene Gallerteinlagerung. An der Basis der einzelnen Teilareolen (**Abb. 21c**) wie auch an ihrer Oberfläche (**Abb. 21d**) wachsen Pilzhyphen aus dem Thallus heraus auf benachbarte Areolen zu. Mit der anschließenden Gallertisierung der auswachsenden Pilzhyphen kann sich so eine homogene Gewebefläche zwischen den Teilareolen ausbilden (**Abb. 21e**). Nicht nur die Pilzhyphen lösen sich aus dem Thallusverband. Aus tieferen Schichten der Thallusareolen von *P. nigrum* wachsen in massiver Form Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* heraus. Sie schieben sich aus dem Thallusgewebe senkrecht zur Oberfläche, so dass die abgerundeten Spitzen der Trichome sichtbar werden (**Abb. 21f**). Im fortgeschrittenen Stadium treten die Blaualgenfäden vollständig aus dem Thallusgewebe heraus und verbreiten sich über die Areolenoberfläche (**Abb. 21g**). Die zur Oberfläche auswachsenden Pilzhyphen können die Fäden von *D. orsiniana* umwickeln und erneut in den Thallus integrieren (**Abb. 21h**). Diese Beschreibung gilt für die Thallusareolen von *P. nigrum*, die beobachteten Wachstums- und Differenzierungsprozesse zeigen sich aber besonders intensiv an den Thallusbröseln. Schon innerhalb der ersten 14 Tage wachsen hier einzelne Pilzhyphen aus (**Abb. 21i**) und ziehen über die Oberfläche der Thallusbrösel (**Abb. 21j**). Durch die gemeinsame Vernetzung entsteht aus einzelnen Bröseln zunächst ein lockeres, knäuelartiges Gewebekonglomerat, das sich in der Folge durch starke Gallertauscheidung zu einem homogenen geschlossenen Gewebe formieren kann (**Abb. 21k**). Die beobachteten Entwicklungsphasen setzen im Neandertal nicht nur wesentlich früher ein als am Standort auf Gotland, sondern zudem verlaufen die weiteren Differenzierungsvorgänge unter den hier herrschenden Kulturbedingungen intensiver und wesentlich schneller (Kap. II. 4.5).



**Abb: 21a-f** Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum* (*Pn*) im Neandertal. **(a)** Starke Gallertisierung (G) der Oberfläche einzelner Teilareolen (TA) (Pfeile). **(b)** Oberfläche wird von einem homogenen Gallertteppich überzogen (Pfeile). **(c&d)** Pilzhyphen von *P. nigrum* (*HPn*) wachsen an der Basis der Teilareolen (TA) und an der Oberfläche heraus (Pfeile). **(e)** Neu entstandenes homogenes Gewebe zwischen den einzelnen Teilareolen von *P. nigrum* (*Pn*) (Pfeile). **(f)** Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*TDo*) wachsen aus der Tiefe des Gewebes an die Oberfläche. Die abgerundeten Spitzen der Trichome werden sichtbar (Pfeile).



**Abb: 21g-k** Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum* (*Pn*) im Neandertal. **(g)** Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*) auf der Oberfläche von *P. nigrum* (*Pn*). **(h)** Auswachsene Hyphen von *P. nigrum* (*HPn*) umwickeln die Trichome von *D. orsiniana* und inkorporieren sie so erneut ins Thallusgewebe (Pfeile). **(i)** Auswachsene Hyphen von *P. nigrum* (*HPn*) (Pfeile). **(j)** Die auswachsene Pilzhyphe (*HPn*) ziehen über die Oberfläche der Bröselstrukturen von *P. nigrum* (*BPn*). **(k)** Starke Gallerteinlagerungen (*G*) führen zur Bildung eines homogenen Gewebes (Pfeile).

### Ansiedlung und Regeneration

Auch die für die Neubesiedlung des Gesteins erforderlichen Wachstums- und Entwicklungsprozesse der Blaualgenflechte *P. nigrum* erfolgen im Neandertal mit verstärkter Intensität. Die prinzipielle Besiedlungsstrategie ist identisch mit der auf Gotland. Starke Gallertausscheidung (**Abb. 22a**) sowie die Verankerung durch auswachsende Hyphen (**Abb. 22b**) dienen auch hier der primären Befestigung kleinster Gewebepartikel an der Gesteinsoberfläche. Zusätzlich bilden gallertisierte Hyphen einen dichten Hyphenteppich und breiten sich so über das Substrat aus (**Abb. 22c**). Die Fäden des Photobionten *Dichotrix. orsiniana* und kleinste Gewebepartikel werden inkorporiert, so dass schließlich durch einsetzende Wachstumsprozesse neues Grundgewebe gebildet wird (**Abb. 22d**). Die Besiedlung der Gesteinsoberfläche nimmt kontinuierlich zu. Schon nach einem halben Jahr findet man Ansiedlungsstadien von *P. nigrum* auf der Substratoberfläche, die eine Größe von 200µm aufweisen (**Abb. 22e**). Sie erreichen damit einen Entwicklungsstand, der in den Kulturversuchen auf Gotland erst nach einem Jahr beobachtet werden konnte. Die allgemeinen Wachstums- und Ansiedlungsprozesse verlaufen im Neandertal sehr erfolgreich. Hinsichtlich der hier beobachteten Regenerationsprozesse ergeben sich deutliche Unterschiede zwischen beiden Untersuchungsgebieten. Häufig findet man in den Proben aus dem Neandertal Thallusbrösel von *P. nigrum* mit löchriger Oberflächenstruktur. Auf Gotland werden derartige offene Oberflächenareale durch starke Gallertausscheidung verschlossen und regenerieren. Im Neandertal unterbleibt die starke Gallertisierung an der Oberfläche, vielmehr treten in massiver Weise die Blaualgenfäden des Photobionten *D. orsiniana* aus dem Thallusgewebe heraus und führen zum weiteren Zerfall des Gewebes (**Abb. 22f**).

Aufgrund der im Neandertal gewonnenen Ergebnisse hinsichtlich der Entwicklungs- und Wachstumsprozesse von *P. nigrum* können die hier vorherrschenden Standortbedingungen als besonders günstig für die hier vollzogenen Differenzierungsprozesse eingestuft werden.

Die allgemeinen Entwicklungsmuster sind nicht nur identisch mit denen auf Gotland, darüber hinaus zeigt *P. nigrum* hier ein vergleichsweise verstärktes Ansiedlungs- und Entwicklungspotential. Besonders auffällig ist, dass die allgemeinen Differenzierungsvorgänge im Neandertal in wesentlich kürzerer Zeit verlaufen als auf Gotland und im Labor. Eine detaillierte Gegenüberstellung aller drei Standorte hinsichtlich des zeitlichen Entwicklungsverlaufes erfolgt in einem späteren Kapitel (II. 4.5.2).

#### **II. 4.3.2 Interaktionsversuche mit verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft**

Die Interaktionsversuche mit den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft verlaufen im Neandertal ebenso erfolgreich wie die Primärversuche. Die allgemeinen Differenzierungsprozesse zwischen den Flechten sind nahezu identisch mit denen auf Gotland und führen auch hier zur Ausbildung der für diese Flechtengesellschaft charakteristischen komplexen Interaktionsmuster, die bereits unter II. 4.2.2

detailliert beschrieben wurden. Daher soll in diesem Kapitel auf eine ausführliche Beschreibung der prinzipiell zu beobachteten Interaktionsmuster verzichtet werden.

#### **II. 4.3.2.1 *Placynthium nigrum***

Die sich im Vergleich zu den Standorten auf Gotland schon während der Primärversuche für *Placynthium nigrum* abzeichnende intensivere Wachstums- und Entwicklungstendenz zeigt sich ebenfalls für die weiteren Flechtenvertreter der xerophilen Flechtengesellschaft und wird insbesondere in der nahezu vollständigen Neubesiedlung der Gesteinsoberfläche nach einer Kulturzeit von knapp 10 Monaten deutlich. Auf der Substratoberfläche siedeln sich nicht nur mehrere Millimeter große Thalli der Blaualgenflechte *P. nigrum* an (**Abb. 23 a&b**), vielmehr wird die gesamte Gesteinsoberfläche von gallertisierten Hyphennetzen (**Abb. 23c**), isolierten Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (**Abb. 23d**) und undifferenzierten Gewebeansammlungen überzogen.

In der anschließenden Ergebnisdarstellung sollen insbesondere die von den Kulturen auf Gotland abweichenden Besonderheiten beschrieben werden.

#### **II. 4.3.2.2 *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum***

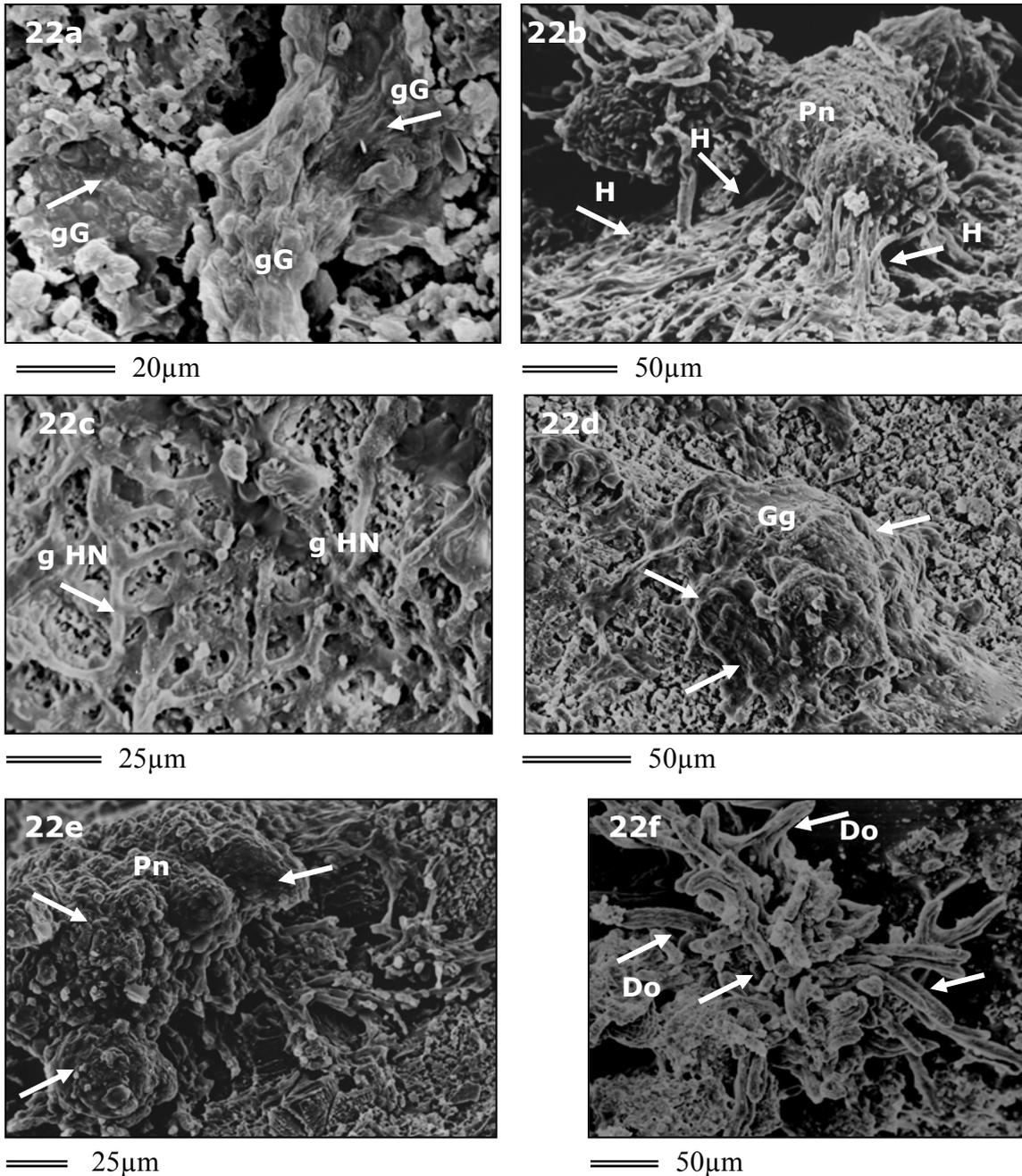
Die im Neandertal zwischen den beiden Blaualgenflechten *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum* stattfindenden Entwicklungs- und Wachstumsprozesse sind prinzipiell mit denen, die in den Kulturversuchen auf Gotland ausgebildet werden, identisch. Auf eine erneute detaillierte Beschreibung der einzelnen Differenzierungsprozesse kann daher an dieser Stelle verzichtet werden. Wenn auch die prinzipiell ausgebildeten Interaktionsmuster zwischen den beiden Flechtenarten identisch sind, lassen sich wenige abweichende Details beobachten.

Die Fragmente von *C. cristatum* bleiben auch unter den Kulturbedingungen im Neandertal vital und zeigen aktive Wachstumsprozesse. Schon innerhalb der ersten 3 ½ Monate Kulturdauer werden die charakteristischen langen Rhizoidhyphen ausgebildet, mit deren Hilfe eine Ansiedlung sowohl auf dem Gestein als auch auf der Oberfläche der Blaualgenflechte *P. nigrum* erfolgen kann. Die Blaualgenflechte *C. cristatum* ist offensichtlich ideal an die im Neandertal herrschenden Bedingungen adaptiert.

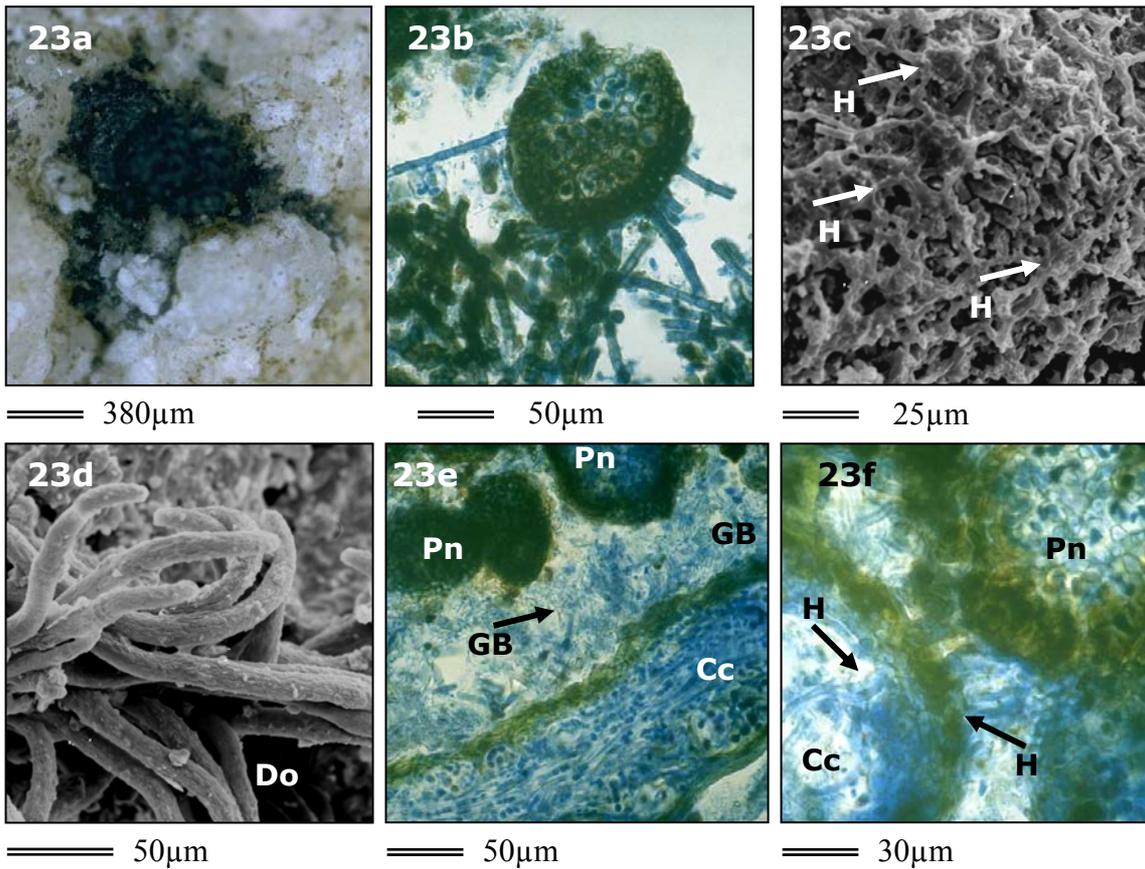
Wie schon für die Entwicklung der Kulturen auf Gotland ist auch im Neandertal das Vorhandensein von Gallerte für die Ausbildung der Interaktionsmuster von großer Bedeutung. Auffallend ist hier allerdings das enorm hohe Vorkommen undifferenzierter Gallertgemische aus inkorporierten Blaualgen und einer hohen Anzahl von Bakterien. Diese lagern sich auf der Oberfläche der Blaualgenflechte *C. cristatum* an (**Abb. 23e**) und scheinen besonders für den Besiedlungsprozess, wie auch für die Ausbildung der für diese beiden Flechten charakteristischen Assoziation von besonderer Bedeutung zu sein.

Wie bereits für die Primärversuche beobachtet, sind im Neandertal die prinzipiellen Differenzierungs- und Entwicklungsvorgänge durch eine verstärkte Intensität geprägt. Dies zeigt sich unter anderem im Ansiedlungsprozess von *P. nigrum* auf *C.*

*cristatum*. Gelegentlich dringen hier die Pilzhyphen von *P. nigrum* bis in die tieferen Schichten der Blaualgenflechte *C. cristatum* ein (**Abb. 23f**), während auf Gotland die Hyphen nur in die obere Epinekralschicht wachsen. Darüber hinaus besiedelt *P. nigrum* die Fragmente von *C. cristatum* in kürzerer Zeit (II.4.5.2).



**Abb: 22a-f** Ansiedlungs- und Regenerationsprozesse von *Placynthium nigrum* (*Pn*) im Neandertal. **(a)** Gallertisierte Gewebeansiedlungen (gG) auf der Gesteinsoberfläche (Pfeile). **(b)** Neuansiedlungen von *P. nigrum* (*Pn*) auf der Gesteinsoberfläche – auswachsende Hyphen (H) dienen der Verankerung (Pfeile). **(c)** Gallertisiertes Hyphennetz überzieht die Gesteinsoberfläche (gHn). **(d)** Einsetzende Gallertisierung führt zur Entstehung von neuem Grundgewebe (Gg) (Pfeile). **(e)** Ansiedlungsstadien von *P. nigrum* (*Pn*) auf der Gesteinsoberfläche. **(f)** Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*) lösen sich aus dem Thallusverband. (Pfeile).



**Abb: 23a-f** Interaktionen im Neandertal – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *C. cristatum* (*Cc*). **(a&b)** Neuansiedlung von *P. nigrum* auf der Gesteinsoberfläche. **(c)** Hyphen (H) bilden ein kompaktes Netzwerk und überziehen die gesamte Gesteinsoberfläche (Pfeile). **(d)** Isolierte Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*). **(e)** Interaktion zwischen *P. nigrum* (*Pn*) und *C. cristatum* (*Cc*). Massive Gallert-Blaualgenmische (GB) unterstützen die Assoziation zwischen den beiden Blaualgenflechten (Pfeile). **(f)** Hyphen von *P. nigrum* (*Pn*) (H) dringen tiefer in die Fragmente von *C. cristatum* (*Cc*) ein (Pfeile).

#### II. 4.3.2.3 *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

Wenn auch zwischen *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea* prinzipiell identische Interaktionsmuster wie auf Gotland ausdifferenziert werden, zeigt sich dennoch in den Kulturversuchen im Neandertal eine zu den Experimenten auf Gotland abweichende Tendenz.

Die Thallusfragmente von *S. symphorea* bleiben auch im Neandertal vital und siedeln sich auf der Oberfläche von *P. nigrum* an, zeigen darüber hinaus aber keine aktiven Wachstumsprozesse. Der im Neandertal zwischen den beiden Blaualgenflechten gebildete Assoziationskomplex ist offensichtlich wesentlich stabiler als auf Gotland (**Abb. 24a**). Die Ansiedlung von *P. nigrum* auf *S. symphorea* wird bereits innerhalb von 3 ½ Monaten Kulturdauer beobachtet. Areolen von *P. nigrum* besiedeln die Oberfläche von *S. symphorea*, indem einzelne Verankerungshyphen auswachsen und sich nicht nur oberflächlich an dem Thallus von *S. symphorea* befestigen, sondern tief in das Gewebe eindringen (**Abb. 24b**). Damit kann sich hier eine wesentlich stabilere Verankerung zwischen den beiden Flechten differenzieren, als in den Kulturversuchen auf Gotland zu beobachten ist. Dort wird ein engerer Kontakt lediglich primär durch die verleimende Wirkung der Gallerte gebildet, während die anschließend auswachsenden Hyphen von *P. nigrum* nur oberflächlich wenige µm in den Thallus von *S. symphorea* eindringen.

#### II. 4.3.2.4 *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

Die zwischen der Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* und der Grünalgenflechte *Lecidea lurida* ablaufenden Wachstumsprozesse weisen zu den in den Kulturversuchen auf Gotland beobachteten Entwicklungsvorgängen die deutlichsten Unterschiede auf. Bedingt durch die intensiveren Wachstumsprozesse im Neandertal können sich hier zwischen den beiden Flechten in kurzer Zeit interspezifische Interaktionsmuster ausbilden (II. 4.5.2). Einzelne Loben von *L. lurida* setzen sich auf der Oberfläche von *P. nigrum* fest (**Abb. 25a**). Aus der Markschiene der Grünalgenflechte wachsen lange Rhizoidhyphen aus, mit denen sich die Flechte einerseits auf entsprechendem Substrat verankern kann, in denen sich andererseits aber auch Gewebebrösel von *P. nigrum* verfangen (**Abb. 25b**). Auch an Bruchstellen oder Rissen der Oberfläche von *L. lurida* erkennt man das intensive Auswachsen von Hyphen (**Abb. 25c**). In den tieferen Schichten der verletzten Loben von *L. lurida* vernetzen sich einzelne Pilzhypen miteinander und leiten so den Verschluss offener Oberflächen ein (**Abb. 25d**). Darüber hinaus wachsen zunächst einzelne (**Abb. 25e**), später mehrere Hyphen auf die eigene Lobenoberfläche und überziehen diese mit einem dichten Hyphengeflecht (**Abb. 25f**). Aufgelagerte Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* werden von den auswachsenden Pilzhypen der Grünalgenflechte *L. lurida* umwickelt (**Abb. 25g**).

Neben dem auffallend verstärkten Wachstumspotential zeigen sich an den Loben von *L. lurida* auch leichte regenerative Tendenzen, die in dieser Form in den Kulturexperimenten auf Gotland nicht zu beobachten waren. Während nahezu alle Thallusfragmente von *L. lurida* auf den Objektträgern der Kulturexperimente von Gotland

degenerieren und absterben, bleiben die Bruchstücke im Neandertal vital. Offene Oberflächen werden durch Gallerteinlagerung verschlossen und können regenerieren (**Abb. 25h**).

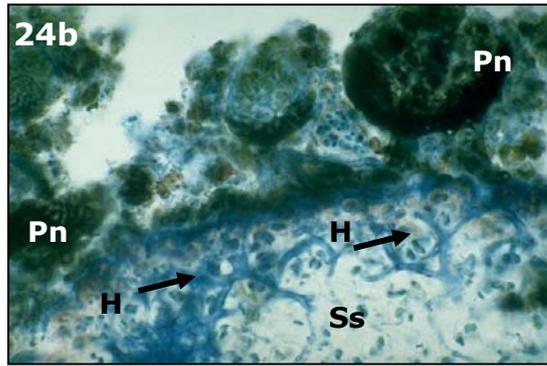
Auch der Ansiedlungsprozess von *P. nigrum* auf *L. lurida* zeigt einige Besonderheiten. Während in den Kulturversuchen auf Gotland zunächst bevorzugt die morphologische Unterseite von *L. lurida* besiedelt wird, zeigen die Kulturen im Neandertal stark fortgeschrittene Ansiedlungen auch auf der kompakten oberen Rinde der Grünalgenflechte (**Abb. 25i**). Thallusareolen von *P. nigrum* besiedeln die kompakte Rinde, auswachsende Pilzhyphen von *P. nigrum* dringen zunächst nur in die Epinekralschicht der Grünalgenflechte ein (**Abb. 25j**). Im fortgeschrittenen Stadium erkennt man deutlich, wie die Hyphen von *P. nigrum* die kompakte Rinde von *L. lurida* gänzlich durchwachsen (**Abb. 25k**) und so die Verankerung nicht auf die Epinekralschicht beschränkt bleibt.

Der Verlauf der Kulturexperimente im Neandertal hat eindeutig gezeigt, dass die hier herrschenden klimatischen Bedingungen für die Ausbildung der interspezifischen Interaktionsmuster zwischen den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft offensichtlich besonders günstig sind. Die für diese Flechtengemeinschaft charakteristischen Entwicklungsprozesse und Interaktionsmuster werden im Neandertal in kürzerer Zeit mit verstärkter Intensität differenziert. Die zeitliche Komponente hinsichtlich der Differenzierungsprozesse wird in Kapitel 4.5 beschrieben.

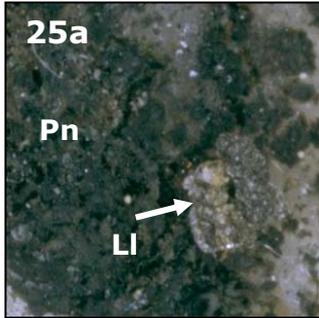
**Abb: 24a&b** Interaktionen im Neandertal – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Synalissa symphorea* (*Ss*). **(a)** Assoziationskomplex zwischen *P. nigrum* (*Pn*) und *Synalissa symphorea* (*Ss*). **(b)** Thalli von *P. nigrum* (*Pn*) siedeln auf der Oberfläche von *S. symphorea* (*Ss*). Auswachsende Hyphen von *P. nigrum* (*H*) dringen tief in das Gewebe der Fragmente von *S. symphorea* (*Ss*) ein (Pfeile). **Abb. 25a-k** Interaktionen im Neandertal – *Placynthium nigrum* (*Pn*) und *Lecidea lurida* (*Ll*). **(a)** Einzelne Fragmente von *L. lurida* (*Ll*) setzen sich auf der Oberfläche von *P. nigrum* (*Pn*) fest (Pfeile). **(b)** In den langen Rhizoidhyphen von *L. lurida* (*RhLl*) verankern sich kleine Gewebebrösel (*Gb*). **(c)** An den Bruchstellen von *L. lurida* (*Ll*) wachsen Hyphen aus dem Inneren des Thallusgewebes aus. *Dichotrix orsiniana* (*Do*). **(d)** In den tieferen Schichten des Thallus vernetzen sich Hyphen von *L. lurida* (*Hll*) miteinander (Pfeile). **(e)** Hyphen von *L. lurida* (*Hll*) wachsen auf die eigene Thallusoberfläche (Pfeile). **(f)** Dichtes Hyphengeflecht (*Hg*) überzieht die Lobenoberfläche von *L. lurida* (*Ll*) (Pfeile). **(g)** Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*) werden von den auswachsenden Pilzhyphen von *L. lurida* (*Hll*) umwickelt. **(h)** Offene Oberflächen werden durch Gallertisierung verschlossen (Pfeile). **(i)** Starke Ansiedlungen auf der oberen Rinde von *L. lurida* (*Ll*). **(j)** Thallusareolen von *P. nigrum* (*Pn*) besiedeln die Oberfläche von *L. lurida* (*Ll*). Die Pilzhyphen von *P. nigrum* (*HPn*) dringen zunächst nur in die obere Epinekralschicht von *L. lurida* ein. **(k)** Die Pilzhyphen von *P. nigrum* (*HPn*) dringen tief in die Rinde von *L. lurida* (*Rll*) ein (Pfeile).



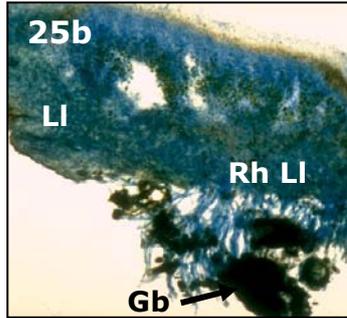
24a  
700µm



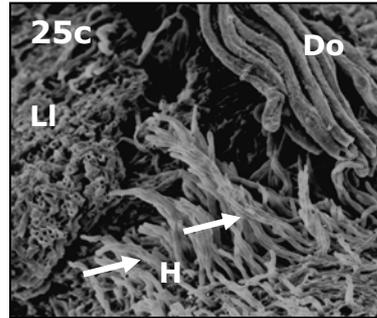
24b  
50µm



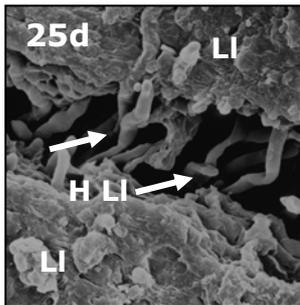
25a  
700µm



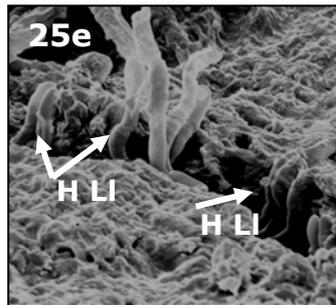
25b  
175µm



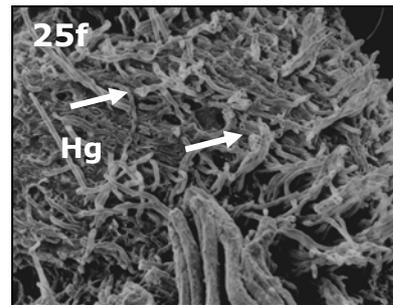
25c  
50µm



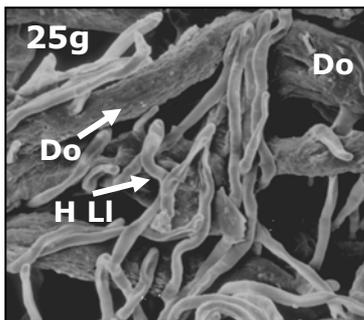
25d  
25µm



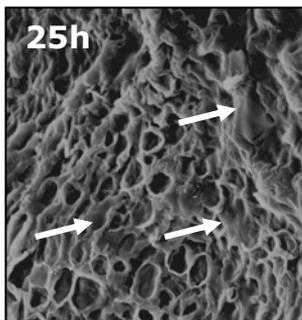
25e  
20µm



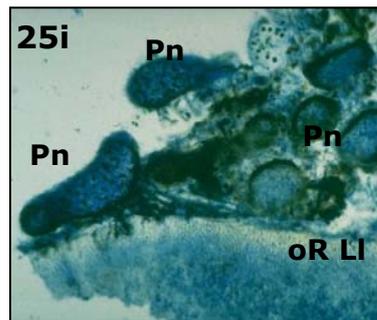
25f  
50µm



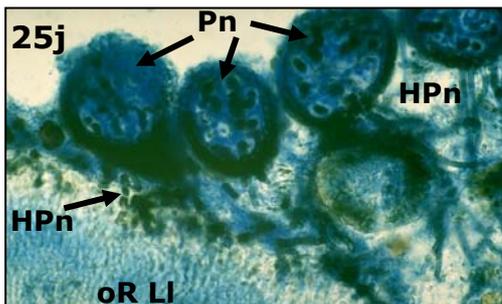
25g  
25µm



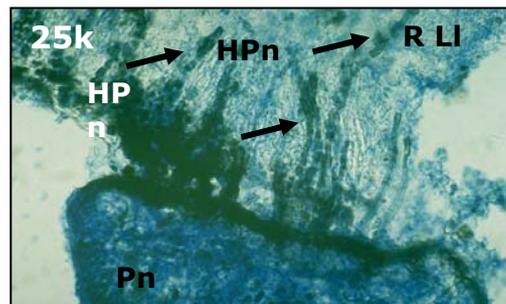
25h  
25µm



25i  
170µm



25j  
50µm



25k  
50µm

## II. 4.4 Die Kulturversuche im Labor

Die in der Klimakammer im Labor vorherrschenden artifiziellen Kulturdingungen weichen stark von den klimatischen Bedingungen im Freiland ab.

So bietet sich mit den Kulturexperimenten unter standardisierten Bedingungen die Möglichkeit, das allgemeine Entwicklungspotential der einzelnen Flechtenvertreter aus der xerophilen Flechtengesellschaft zu untersuchen sowie Aussagen über das in dieser Flechtengesellschaft bestehende Adaptionspotential bezüglich allgemeiner Wachstums- und Differenzierungsprozesse zu treffen. Die Auswertung der Laborkulturen zeigt, dass auch in den Laborkulturen tendenziell die für diese Flechtengesellschaft charakteristischen Entwicklungsprozesse ausgebildet werden. Es zeigt sich ein im Vergleich zu den Freilandkulturen insgesamt stark verzögerter Wachstumsprozess, darüber hinaus zeichnen sich bei den einzelnen Flechtenvertretern deutliche Unterschiede im Adaptionspotential ab.

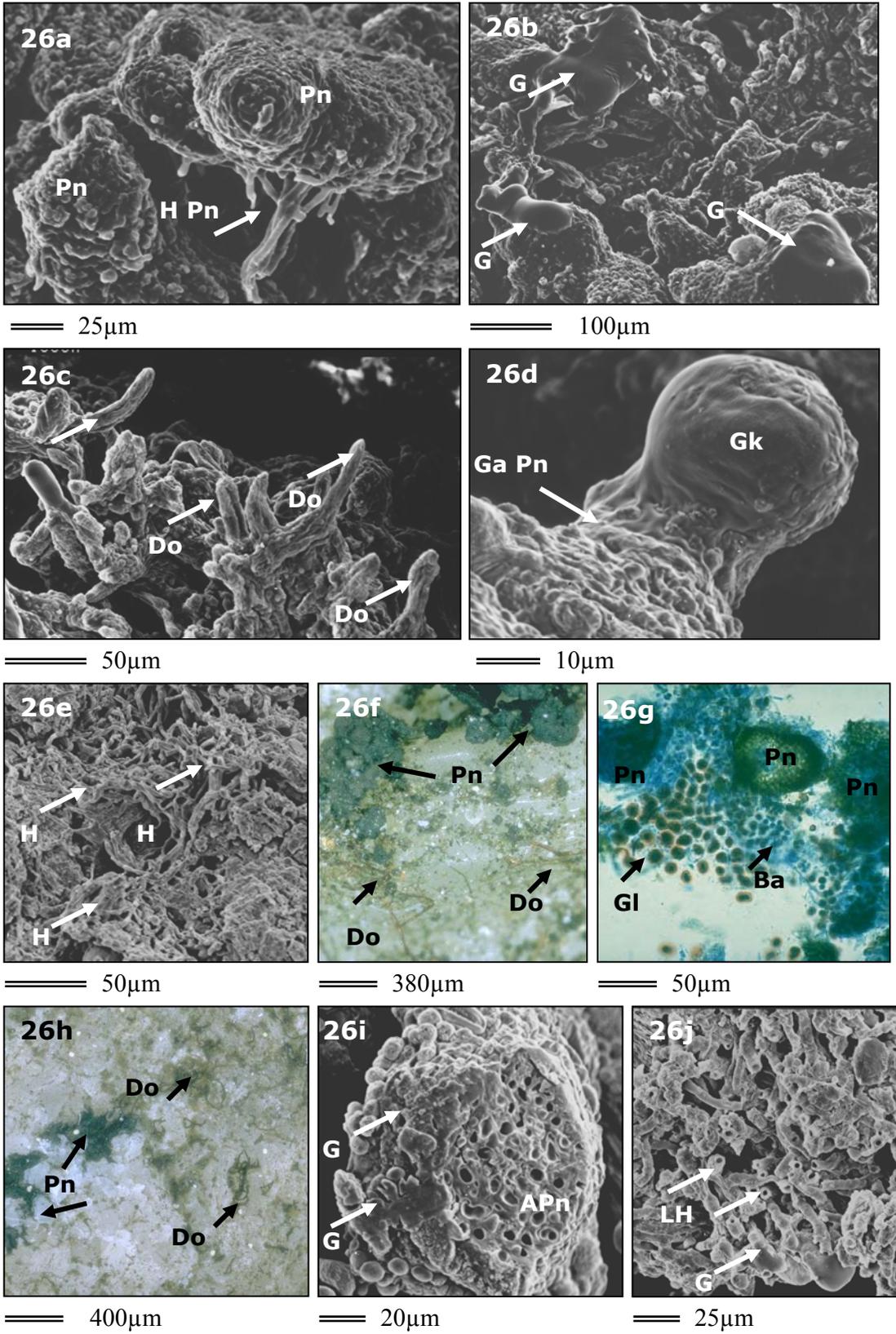
### II. 4.4.1 Die primären Entwicklungsprozesse bei *Placynthium nigrum*

Die Krustenflechte *Placynthium nigrum* zeigt auch unter den Laborbedingungen die für sie typischen Wachstums- und Differenzierungsprozesse. Schon innerhalb der ersten zwei Wochen im Labor lassen sich die ersten Entwicklungsvorgänge beobachten. Einzelne Hyphen wachsen aus dem Gewebe heraus (**Abb. 26a**), stellenweise gallertisiert die Oberfläche der Areolen (**Abb. 26b**) und Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* lösen sich aus dem Thallusgewebe und treten an die Oberfläche (**Abb. 26c**). Die allgemeine Wachstumstendenz schreitet mit zunehmender Kulturzeit kontinuierlich fort und es entstehen neue, mit schützender Gallertkappe versehene Gewebeauswüchse (**Abb. 26d**). Auch unter Laborbedingungen scheinen die Entwicklungsprozesse an den kleineren Thallusbröseln von *P. nigrum* intensiver voranzuschreiten als an den größeren Areolen. Durch intensives Wachstum der Mycobiontenhyphen werden zunächst einzelne Brösel miteinander vernetzt (**Abb. 26e**), später kann sich auch hier durch Gallerteinlagerung ein homogenes Grundgewebe entwickeln. Brösel von *P. nigrum* siedeln sich auf der Gesteinsoberfläche an. Zum Ende der Versuchszeit nach 2 Jahren weisen die Steine im Labor ebenfalls starke Neuan-siedlungen auf (**Abb. 26f**). Neben isolierten Fäden des Photobionten *D. orsiniana*, Kolonien der Blaualge *Gloeocapsa* und weiteren nicht identifizierten Blaualgen (**Abb. 26g**) haben sich kleine ausdifferenzierte Thalli von *P. nigrum* auf der Gesteinsoberfläche angesiedelt (**Abb. 26h**). Das besonders auf Gotland beobachtete starke Regenerationspotential von *P. nigrum* zeigt sich auf den Objektträgern der Laborkulturen nicht, vielmehr ist die Regenerationstendenz hier stark herabgesetzt. Proben mit offenen, noch nicht regenerierten Gewebestrukturen deuten auf eine nicht stattfindende Regeneration verletzter Oberflächen hin. Offene Oberflächen abgebrochener Thallusareolen (**Abb. 26i**) sowie offene Lumen beschädigter Pilzhyphen (**Abb. 26j**) sind nicht durch Gallerteinlagerung verschlossen und regeneriert worden. Eine leichte Regenerationstendenz kann im Labor erst nach fortgeschrittener Kulturdauer von 8 Monaten (Kap. II. 4.5)

verzeichnet werden. Eine geringe oberflächliche Auflagerung von Gallerte deutet den einsetzenden Regenerationsprozess an.

Die Krustenflechte *P. nigrum* verfügt über ein hohes Adaptionspotential an die in der Klimakammer vorherrschenden artifiziellen Kulturbedingungen. Die allgemeinen prinzipiellen Differenzierungs- und Entwicklungsprozesse sind identisch mit denen im Freiland, auch das Ansiedlungspotential bleibt erhalten. Nur die Regenerationsfähigkeit scheint unter den Laborbedingungen weniger stark ausgeprägt zu sein.

**Abb. 26a-j** Primäre Entwicklungstendenzen bei *Placynthium nigrum* (*Pn*) unter Laborbedingungen. **(a)** Hyphen (H) von *P. nigrum* (*Pn*) wachsen aus dem Thallusgewebe (Pfeile). **(b)** Gallertisierung (G) der Areolenoberfläche (Pfeile). **(c)** Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (*Do*) lösen sich aus dem Thallusverband (Pfeile). **(d)** Neuer Gewebeauswuchs von *P. nigrum* (*GaPn*) mit schützender Gallertkuppe (Gk). **(e)** Intensives Wachstum der Myco-biontenhyphen von *P. nigrum* (*HPn*) führt zur Vernetzung einzelner Bröselstrukturen (Pfeile). **(f)** Starke Neuansiedlungen auf der Gesteinsoberfläche. *P. nigrum* (*Pn*); *Dichotrix orsiniana* (*Do*). **(g)** Ansiedlungen von Blaualgenkolonien und Thalli von *P. nigrum* (*Pn*). *Gloeocapsa* (*Gl*) sowie weitere, nicht im Detail identifizierte Blaualgenkolonien (*Ba*) (Pfeile). **(h)** Kleine ausdifferenzierte Thalli von *P. nigrum* (*Pn*). *Dichotrix orsiniana* (*Do*). **(i&j)** Offene Oberflächen abgebrochener Areolen von *P. nigrum* (*APn*) sowie offene Lumen abgebrochener Pilzhyphen (LH) werden durch Gallerteinlagerung (G) verschlossen (Pfeile).



## II. 4.4.2 Interaktionsversuche mit den Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft

Unter den standardisierten Bedingungen in der Klimakammer zeichnen sich in den Interaktionsversuchen zwischen den einzelnen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft unterschiedliche Entwicklungstendenzen ab. Die zwischen den einzelnen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft ausdifferenzierten Interaktionsmuster zeigen zwar ähnliche Tendenzen zu den Entwicklungsprozessen im Freiland, dennoch lassen sich einige Unterschiede beobachten und herausarbeiten.

### II. 4.4.2.1 *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

Wenn auch unter den Bedingungen im Labor zwischen *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum* die Tendenz zur Ausbildung interspezifischer Interaktionsmuster besteht, zeigen sich im Vergleich zu den im Freiland angesetzten Kulturen deutliche Unterschiede im Verlauf des Differenzierungsprozesses. Während *C. cristatum* im Freiland mit Hilfe der auffallend langen Rhizoidhyphen sowohl die Gesteinsoberfläche als auch andere Flechten als Substrat nutzen und direkt besiedeln kann, unterbleibt im Labor das Auswachsen der langen Verankerungshyphen und damit die direkte Ansiedlung auf Gestein. Zwar können einzelne Thallusfragmente von *C. cristatum* miteinander verschmelzen (**Abb. 27a**) und sich vereinzelt auch auf der Oberfläche von *P. nigrum* festsetzen (**Abb. 27b**), der gebildete Kontakt ist aber wesentlich instabiler als im Freiland. Die Fragmente von *C. cristatum* liegen nur locker auf der Oberfläche der Krustenflechte auf und werden lediglich durch einen dünnen Gallertfilm fixiert (**Abb. 27c**). Nahezu alle Fragmente dieser Flechte bleiben auch im Labor vital. Wenn sich auch tendenziell zwischen den beiden Flechten *P. nigrum* und *C. cristatum* erste Interaktionsmuster entwickeln, wie sie im Freiland zu beobachten sind, lassen sich dennoch Unterschiede beobachten. Zwar werden auch unter den Kulturbedingungen im Labor die Loben von *C. cristatum* von der Krustenflechte *P. nigrum* besiedelt, aber deutlich weniger intensiv. So haben sich nach einer Kulturdauer von 20 Monaten (detaillierter zeitlicher Vergleich der verschiedenen Kulturen erfolgt im Kapitel 4.5) nur einzelne kleinste Thallusbrösel von *P. nigrum* auf der Oberfläche von *C. cristatum* befestigen können (**Abb. 27d**). Stellenweise liegen diese nur oberflächlich auf den Loben von *C. cristatum* auf, ohne in das Gewebe einzuwachsen (**Abb. 27e**). Geringe Mengen an Gallerte stabilisieren den oberflächlichen Kontakt. Auffallend ist die im Vergleich zu den Freilandkulturen sehr geringe Gallertausscheidung in den Laborkulturen. Im Freiland ist insbesondere die intensive Gallertbildung für die erfolgreiche Ausbildung der interspezifischen Interaktionsmuster von großer Bedeutung. Größere Thallusbrösel von *P. nigrum* siedeln sich schließlich auf der Oberfläche von *C. cristatum* an, indem auswachsende Verankerungshyphen in die obere Epinekralschicht eindringen (**Abb. 27f**).

Wenn auch allgemeine Wachstums- und Entwicklungstendenzen unter den Laborbedingungen weniger intensiv ausgebildet werden, zeichnen sich auch hier spezifische

Interaktionsmuster zwischen den beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum* ab.

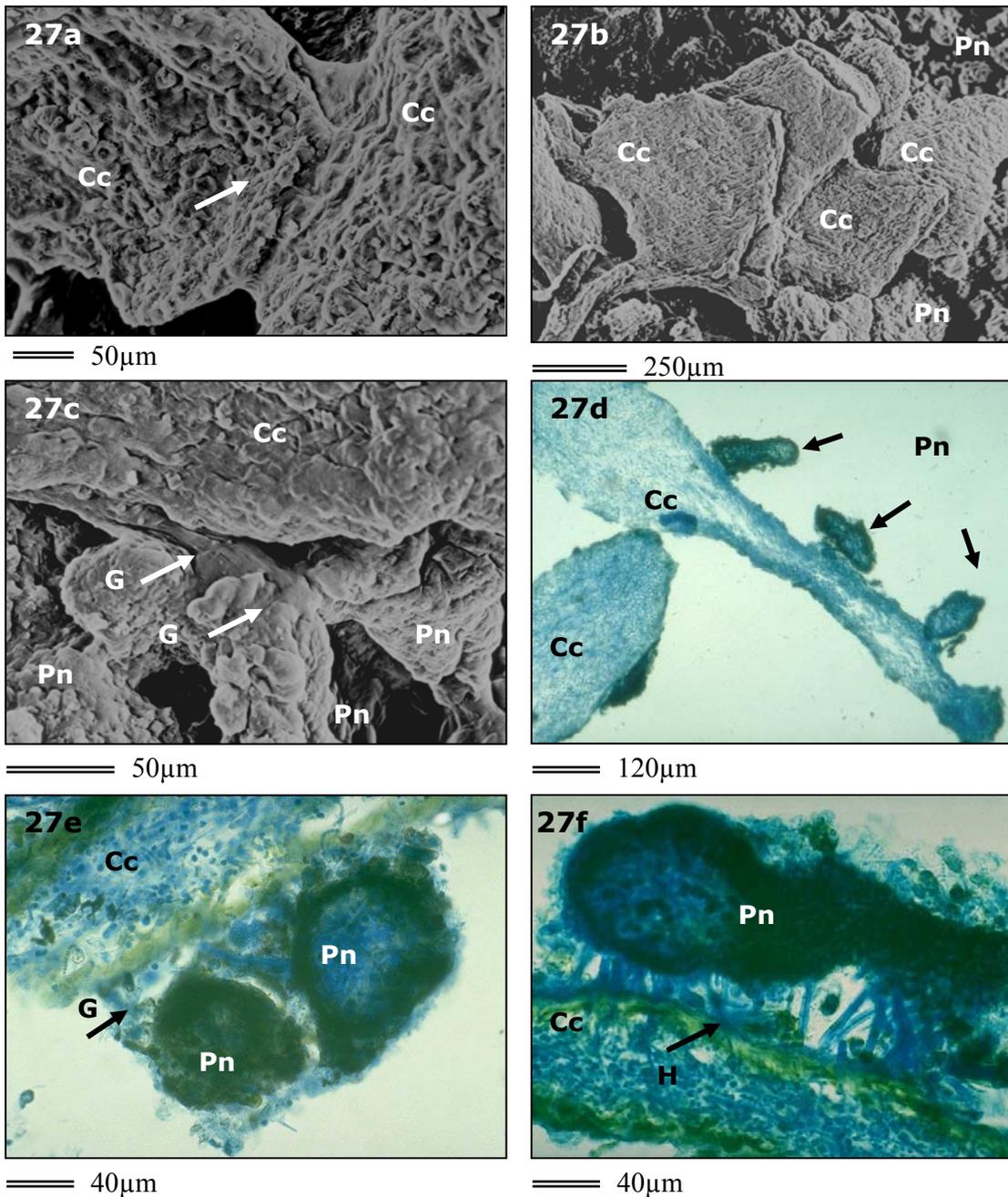
#### II. 4.4.2.2 *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

Die in den Kulturversuchen im Freiland beobachteten prinzipiellen Wachstums- und Differenzierungsprozesse zwischen den beiden Blaualgenflechten *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea* wiederholen sich unter den Kulturbedingungen im Labor. Die Fragmente der Blaualgenflechte *S. symphorea* bleiben vital und können miteinander verschmelzen (**Abb. 28a**). Wie in den Freilandversuchen wird die Oberfläche von *S. symphorea* auch unter Laborbedingungen von einem Gemisch aus Gallerte und verschiedenen Blaualgen sowie von isolierten Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (**Abb. 28b**) und von *P. nigrum* besiedelt (**Abb. 28c**). In der Ausbildung des Assoziationsgefüges ist auch hier die Bildung von Gallerte bedeutend. Zwar sind die prinzipiellen Ansiedlungsprozesse auf *S. symphorea* stark verzögert und weniger intensiv ausgeprägt als unter den Freilandbedingungen, dennoch zeigen sich prinzipiell die gleichen Entwicklungstendenzen. Damit hat sich die Blaualgenflechte *S. symphorea* an die Kulturbedingungen im Labor adaptieren können, nur die Wachstumsintensität ist eingeschränkt.

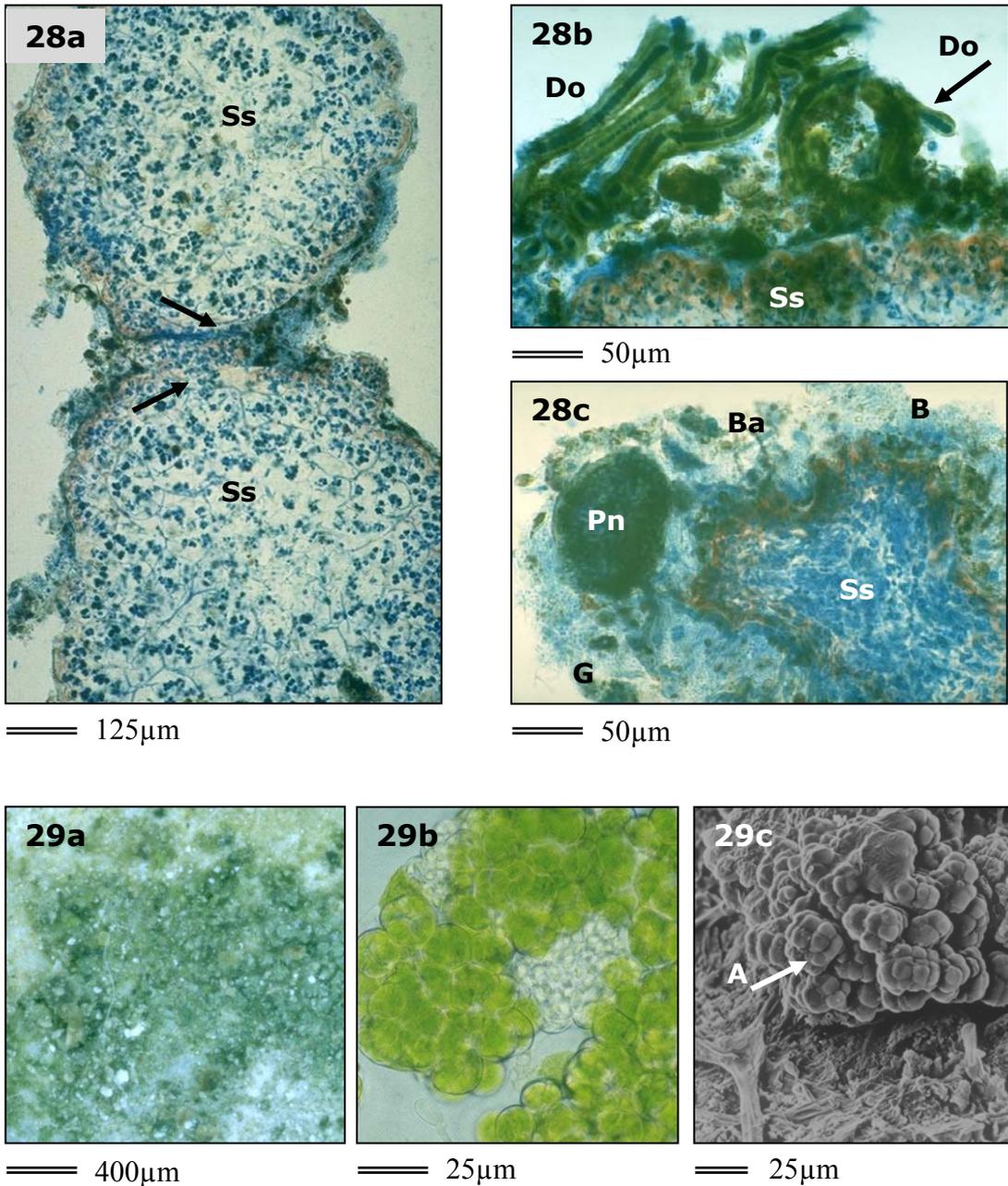
#### II. 4.4.2.3 *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

Die heteromer gegliederte Grünalgenflechte *Lecidea lurida* zeigt ein geringes Adaptionpotential an die im Labor vorherrschenden Kulturbedingungen. Die Auswertung der Proben ergibt eindeutig, dass *L. lurida* im Vergleich zu den anderen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft die geringste Toleranz gegenüber den in der Klimakammer vorherrschenden Bedingungen zeigt und zum Ende der Kulturperiode nahezu vollständig degeneriert ist. Innerhalb der ersten zwei Monate setzt im Labor der Degenerationsprozess bei der Grünalgenflechte ein (I. 4.5). Die im vitalen Zustand kompakte obere Rinde von *L. lurida* bekommt mit einhergehender Degeneration eine poröse Oberflächenstruktur. Die Pilzhyphen lösen sich aus dem Symbioseverband, wachsen aus und können so Thallusfragmente von *L. lurida* an der Oberfläche der Brösel von *P. nigrum* fixieren. Auch die Photobionten der Grünalgenflechte werden aus dem Thallusverband freigesetzt und überziehen die Gesteinsoberfläche mit einem grünlichen Belag (**Abb. 29a**). Mit dem Licht- und Rasterelektronenmikroskop erkennt man eindeutig die Ansammlung coccaler Grünalgen auf der Gesteinsoberfläche (**Abb. 29 b&c**). Mit fortschreitender Kulturdauer ist die Mehrzahl der Loben von *L. lurida* degeneriert, die Pilzhyphen und Photobiontenzellen sterben ab (**Abb. 29d**). Reste der degenerierten Thallusfragmente von *L. lurida* werden von einem Gemisch aus *P. nigrum* Thalli und nicht identifizierten Blaualgen besiedelt (**Abb. 29 e&f**). So entstehen Gewebekonglomerate aus mehreren abgestorbenen Thallusfragmenten der Flechte *L. lurida*, besiedelt von *P. nigrum* Thalli und Blaualgenansammlungen (**Abb. 29g**). Neben der Besiedlung der abgestorbenen Thallusfragmente von *L. lurida*, lassen sich erste Ansiedlungsprozesse auch an den noch wenigen vitalen Loben der Grünalgenflechte

erkennen (Kap. II. 4.5). Hier erfolgt bevorzugt die Besiedlung der morphologischen Unterseite, so wie es bereits in den Kulturen auf Gotland beobachtet wurde. Areolen der Blaualgenflechte *P. nigrum* verankern sich durch auswachsende Pilzhyphen in der Markschicht von *L. lurida* (Abb. 29h). Die Pilzhyphen dringen in das lockere Mark und wachsen bis zur Algenschicht der Grünalgenflechte vor (Abb. 29i).



**Abb: 27a-f** Interaktionen im Labor – *Placynthium nigrum* (Pn) und *C. cristatum* (Cc). (a) Einzelne Fragmente von *C. cristatum* (Cc) verwachsen miteinander (Pfeil). (b) Fragmente von *C. cristatum* (Cc) setzen sich auf die Oberfläche von *P. nigrum* (Pn). (c) Fragmente von *C. cristatum* (Cc) liegen nur locker auf der Oberfläche von *P. nigrum* (Pn). Beginnende Gallertisierung (G) unterstützt die Befestigung. (d) Kleinste Thallusstrukturen von *P. nigrum* (Pn) auf der Oberfläche von *C. cristatum* (Cc). (e) Bröselstrukturen von *P. nigrum* (Pn) liegen nur locker auf der Oberfläche von *C. cristatum* (Cc). Geringe Mengen von Gallerte (G) geben zusätzlichen Halt (Pfeil). (f) Hyphen (H) wachsen aus den größeren Thallusstrukturen von *P. nigrum* (Pn) in die Epinecralschicht von *C. cristatum* (Cc) ein und dienen so der Verankerung (Pfeil).



**Abb: 28a-c** Interaktionen im Labor – *Placynthium nigrum* (Pn) und *Synalissa symphorea* (Ss). **(a)** Fragmente von *S. symphorea* (Ss) bleiben vital und verschmelzen miteinander (Pfeil). **(b&c)** Die Oberfläche von *S. symphorea* (Ss) wird von Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (Do), einem Gemisch aus Blaualgen (Ba) und Bakterien (B) sowie Gallerte (G) besiedelt. **Abb: 29a-c** Interaktionen im Labor – *Placynthium nigrum* (Pn) und *Lecidea lurida* (Ll) **(a)** Grünliche Auflagerungen auf der Gesteinsoberfläche. **(b&c)** Licht- und rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen zeigen, dass es sich bei den grünlichen Auflagerungen um Grünalgen (A) handelt.

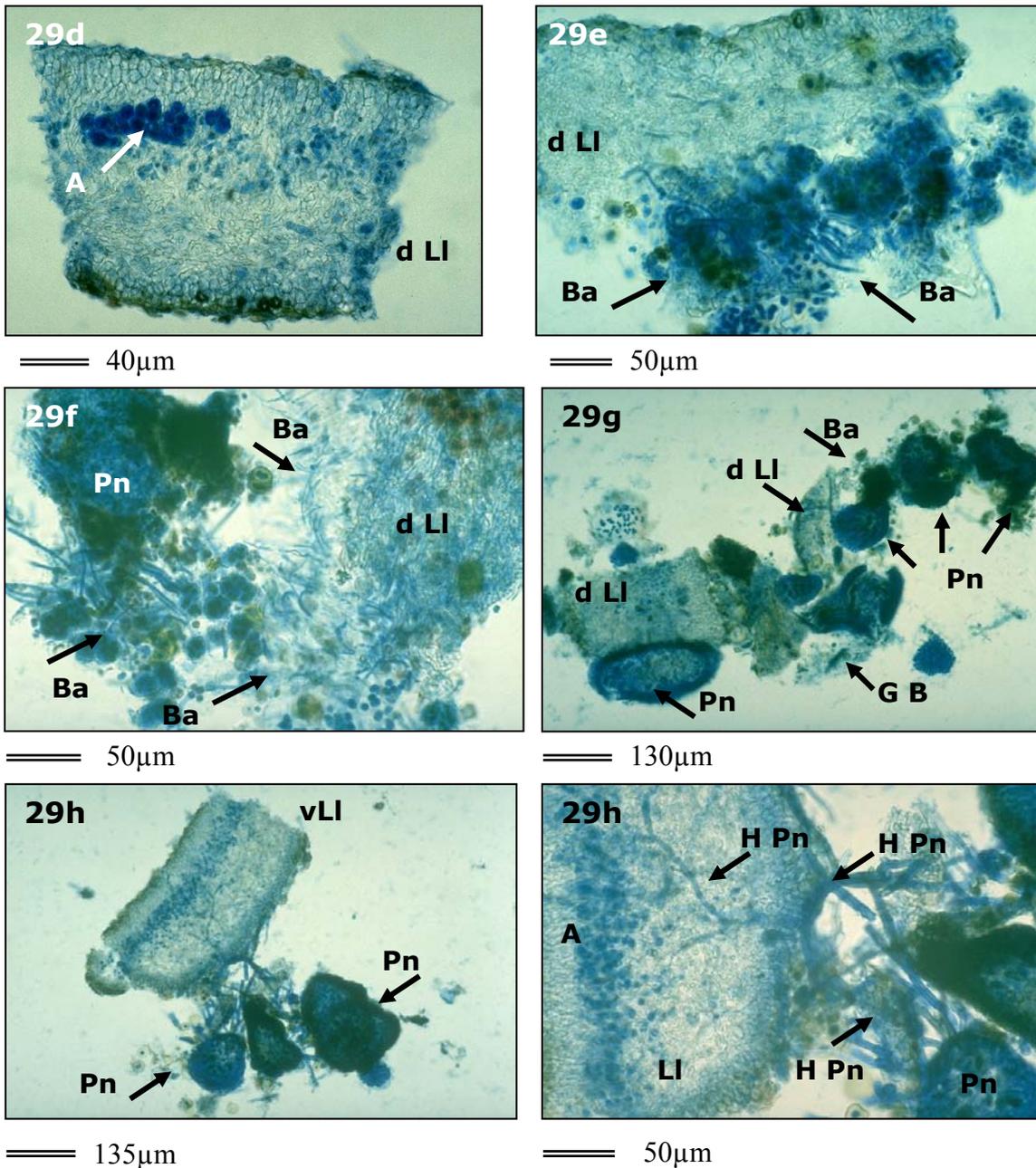


Abb. 29d-i c Interaktionen im Labor – *Placynthium nigrum* (Pn) und *Lecidea lurida* (Ll). (d) Degeneriertes Fragment von *L. lurida* (dLI). Nur wenige vitale Algezellen (A) sind noch in der Algensicht erkennbar (Pfeil). (e&f) Reste der degenerierten Fragmente von *L. lurida* (dLI) werden von einem Gemisch aus Blaualgen (Ba) und Thalli von *P. nigrum* (Pn) besiedelt. (g) Gewebekonglomerat aus mehreren degenerierten Thallusfragmenten von *L. lurida* (dLI), Blaualgen (Ba), Thalli von *P. nigrum* (Pn) und einem Gemisch aus Gallerte und Bakterien (GB). (h) Vitales Fragment von *L. lurida* (vLI). Ansiedlung von *P. nigrum* (Pn) an der Fragmentunterseite (Pfeil). (i) Die Hyphen von *P. nigrum* (HPn) dringen tief in das Gewebe von *L. lurida* (LI) ein und wachsen bis zur Algensicht (A) vor (Pfeil).

Die Ergebnisse der in der Klimakammer durchgeführten Kulturproben zeigen eindeutig, dass die einzelnen Vertreter der xerophilen Flechtengesellschaft ein sehr unterschiedliches Adaptionspotential an die artifiziellen Kulturbedingungen aufweisen. Die Krustenflechte *P. nigrum* zeigt identische Entwicklungs- und Differenzierungsprozesse wie im Freiland. Ihre Adaption an die Laborbedingungen ist außerordentlich hoch. Lediglich eine geringe zeitliche Wachstumsverzögerung kann auf den Kulturen im Labor beobachtet werden.

Die homöomeren Blaualgenflechten *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea* tolerieren die Laborbedingungen, wenn auch ihr Adaptionspotential weniger ausgeprägt ist als das von *P. nigrum*. Dies zeichnet sich durch allgemeine Entwicklungsverzögerungen ab (Kap. II. 4.5), die hier stärker als bei der Krustenflechte *P. nigrum* beobachtet werden.

Die heteromer differenzierte Grünalgenflechte *Lecidea lurida* zeigt das geringste Adaptionspotential an die Laborbedingungen. Degenerationsprozesse setzen bereits nach kurzer Kulturdauer ein. Am Ende der Kulturperiode sind nahezu alle Loben der Grünalgenflechte abgestorben (detaillierte zeitliche Ausführung Kap. II. 4.5).

## **II. 4.5 Der Vergleich der Kulturergebnisse - eine Gegenüberstellung der Entwicklungstendenzen in Abhängigkeit der Kulturzeit und des Untersuchungsstandortes**

In der bisherigen Ergebnisdarstellung erfolgte die Beschreibung der allgemeinen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, die zur Ausbildung der komplexen interspezifischen Interaktionsmuster innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft führen. Im Verlauf der Auswertung hat sich deutlich gezeigt, dass es Unterschiede im zeitlichen Verlauf der Entwicklungsprozesse gibt. Diese werden offensichtlich durch den Standort wie auch durch die Jahreszeit beeinflusst. Daher sollen im folgenden Kapitel die bereits detailliert beschriebenen Wachstums- und Differenzierungsprozesse in den Kulturversuchen unter besonderer Berücksichtigung der unterschiedlichen Entwicklungszeiten auf Gotland, im Neandertal und im Labor beschrieben werden.

Im Vordergrund steht hier nicht der Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Flechten, sondern der Vergleich der Entwicklungszeiten, die zur Differenzierung der charakteristischen interspezifischen Interaktionsmuster zwischen den beteiligten Flechtenpartnern führen.

### **II. 4.5.1 Der Einfluss der Jahreszeiten**

Schon in früheren Kulturversuchen mit Flechten ist festgestellt worden, dass im Freiland der Zeitpunkt der Aussaat auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Flechtenproben einen bedeutenden Einfluss nehmen kann (Schuster 1985, Ott 1987). Derartige Tendenzen lassen sich durch die Beobachtungen der im Rahmen dieser Arbeit gemachten Untersuchungen bestätigen. Die im Freiland, auf Gotland und im Neandertal durchgeführten Kulturexperimente sind sowohl im Frühjahr als auch im Herbst angesetzt worden (II. 2.2.2). In der Auswertung der Versuche zeigen sich für die

Wachstumsprozesse klare Unterschiede hinsichtlich der Entwicklungsgeschwindigkeit. Da die prinzipiellen Differenzierungsmuster aber identisch sind, wird im weiteren Verlauf der gesamten Arbeit auf die ausführliche Beschreibung der im Frühjahr angesetzten Kulturen verzichtet. Die detaillierte Auswertung der Herbstkulturen am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland sowie im stadtnahen Untersuchungsgebiet des Neandertals zeigen im Vergleich zu einzelnen Stichproben der entsprechenden Frühjahrskulturen, dass der zu den charakteristischen Interaktionsmustern führende Entwicklungsprozess zwischen den einzelnen Flechtenvertretern im Herbst stark gefördert ist. Die während der Herbstperiode bestehenden klimatischen Faktoren sind offensichtlich für die primären Entwicklungsschritte günstiger als die exogenen Bedingungen im Frühjahr.

#### **II. 4.5.2 Der Einfluss des Untersuchungsgebietes**

Neben dem jahreszeitlichen Einfluss auf den allgemeinen Wachstumsprozess zeigte sich bei der detaillierten Auswertung der Kulturproben ebenso eindeutig der Einfluss des Untersuchungsgebietes auf die Entwicklungsvorgänge. Daher werden im folgenden Kapitel die Tendenzen der Differenzierungsprozesse aus den verschiedenen Untersuchungsgebieten einander gegenübergestellt. Die Entwicklung verläuft in den Proben eines Ansatzes nicht vollständig synchron. Einzelne Objektträger der Kulturproben zeigen nach einer bestimmten Kulturdauer stets unterschiedliche Entwicklungsstadien der differenzierten Interaktionsmuster. So lassen sich einzelne Entwicklungsstadien keiner absoluten Entwicklungszeit zuordnen.

Die Beobachtung, dass die Entwicklungszeit zur Ausbildung der interspezifischen Interaktionen zwischen den beteiligten Flechtenarten in Abhängigkeit zu der Untersuchungsgebieten variiert, stellt eine Sekundärbeobachtung dar, die nicht Gegenstand der primären Fragestellung war. Mit Hilfe der hier durchgeführten Kulturversuche sollten die einzelnen Differenzierungsschritte erarbeitet werden, die schließlich zum Aufbau des komplexen Interaktionssystems führen. Die Probenentnahme erfolgte daher in Anlehnung an die primäre Fragestellung. Aus diesem Grund sind nicht immer zeitlich exakt korrelierbare Kulturproben verfügbar.

Der Vergleich der einzelnen Entwicklungsstadien erfolgt in tabellarischer Form. Für die Darstellung der Primärversuche und der verschiedenen Interaktionsexperimente werden verschiedene Tabellen erstellt, um einen besseren Überblick zu erhalten. Wenn auch keine statistisch exakten quantitativen Aussagen getroffen werden können, zeigt der Vergleich der verschiedenen Kulturexperimente eindeutig, dass die Proben unter den Bedingungen im Neandertal tendenziell die identischen Interaktionsmuster in geringerer Entwicklungszeit ausbilden als in den Kulturversuchen am natürlichen Standort auf Gotland. Die Entwicklungszeit unter den artifiziellen Bedingungen in der Klimakammer ist dagegen deutlich verzögert.

- Tabelle 1: Primärversuche mit *Placynthium nigrum*  
 Tabelle 2: Interaktionsversuche *P. nigrum* und *Collema cristatum*  
 Tabelle 3: Interaktionsversuche *P. nigrum* und *Synalissa symphorea*  
 Tabelle 4: Interaktionsversuche *P. nigrum* und *Lecidea lurida*

**II. 4.5.2.1 Primärversuche mit *Placynthium nigrum***

**Tabelle 1: Vergleich der Entwicklungstendenzen von *Placynthium nigrum* in den Primärversuchen**

Legende:

- Kleiner Buchstabe = seltene Beobachtung  
 Einzelner großer Buchstabe = einsetzender Prozess  
 Doppelter großer Buchstabe = häufige Beobachtung

<b>A</b>	erste undifferenzierte Gewebeansammlungen auf der Gesteinsoberfläche (bis 50µm)
<b>B</b>	erste Gewebeansiedlungen von <i>P. nigrum</i> auf der Gesteinsoberfläche (bis 50µm)
<b>C</b>	größere Gewebeansiedlungen von <i>P. nigrum</i> auf der Gesteinsoberfläche (größer als 100µm)
<b>D</b>	Hyphennetz auf der Gesteinsoberfläche
<b>E</b>	Gallertisierung der Gesteinsoberfläche
<b>F</b>	auswachsende Hyphen
<b>G</b>	Austretende Fäden des Photobionten <i>Dichotrix orsiniana</i>
<b>H</b>	Gallertisierung der Thallusoberfläche von <i>P. nigrum</i>
<b>I</b>	neue Gewebeauswüchse von <i>P. nigrum</i>
<b>J</b>	Regenerationsprozesse bei <i>P. nigrum</i>
<b>K</b>	massive Neubesiedlung der Gesteinsoberfläche

Kulturzeit	Neandertal	Gotland	Labor
<b>2 Wochen</b>	FF g h	--	f GG
<b>6 Wochen</b>	FF G HH	--	FF G HH
<b>10 Wochen</b>	FF GG HH I	--	FF GG HH
<b>14 Wochen</b>	FF GG HH I	--	FF GG HH
<b>ca. 6 Monate</b>	AA BB CC DD EE FF GG HH II KK	AA BB c d EE FF G HH II JJ	d e FF H
<b>ca. 8 Monate</b>	AA BB, CC DD EE FF HH II j GG K	--	A B D E FF GG HH I j
<b>ca. 1 Jahr</b>	AA BB CC DD EE FF GG HH II KK	AA BB CC d EE FF G HH II JJ K	A B D E FF GG HH I
<b>ca. 2 Jahre</b>	AA BB CC DD EE FF GG HH II KK	--	A B CC DD E FF GG HH I K

Die ersten undifferenzierten Entwicklungs- und Wachstumsprozesse wie auswachsende Hyphen (FF) und austretende Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (g) sowie auch die erste Gallertisierung der Thallusoberfläche (h) setzen im Neandertal bereits innerhalb der ersten zwei Wochen der Kulturzeit ein (**Tabelle 1**). Auch unter den artifiziellen Bedingungen in der Klimakammer zeigen sich erste Entwicklungsprozesse

in den ersten zwei Wochen nach Kulturbeginn. Hier deuten auswachsende Pilzhyphen(f) und das verstärkte Austreten der Fäden des Photobionten (GG) die Wachstumsaktivität an, während die Gallertisierung der Geweboberfläche zunächst unterbleibt. Wenn auch der primäre Wachstumsschub im Neandertal ausgeprägter zu sein scheint als im Labor, korrelieren hier im Wesentlichen die Entwicklungsprozesse in den ersten sechs Wochen.

Nach einer Kulturdauer von zehn Wochen setzt im Neandertal die Bildung neuer Gewebeauswüchse von *P. nigrum* (I) ein, im Labor dagegen bleibt dieser Entwicklungsschritt zu diesem Zeitpunkt aus, hier sind erste neue Gewebeauswüchse erst nach einer Kulturdauer von acht Monaten zu beobachten (I). Der Vergleich der Entwicklungstendenzen nach einer Kulturdauer von sechs Monaten zeigt, dass die Proben im Neandertal gegenüber den Kulturen im Labor einen massiven Differenzierungsvorsprung entwickelt haben. Im Neandertal findet eine starke Neubesiedlung der Gesteinsoberfläche statt (KK). Undifferenzierte Gewebeansammlungen (AA), Gallertauf lagerungen (EE), Hyphennetze (DD) ebenso wie kleine und größere Thalli von *P. nigrum* (BB, Cc) besiedeln massiv die Gesteinsoberfläche. Die Ansiedlungsprozesse setzten sich im Neandertal kontinuierlich bis zum Ende der Kulturdauer fort. In den Kulturversuchen in der Klimakammer wird eine vergleichsweise starke Verzögerung des gesamten Entwicklungsprozesses deutlich. Wenn auch hier erste Pilzhyphen die Gesteinsoberfläche nach sechs Monaten besiedeln (d) und leichte Gallertisierungsprozesse auf dem Gestein beobachtet werden (e), beginnt die Neuansiedlung von *P. nigrum* hier erst nach acht Monaten (B). Zum Ende der Kulturdauer sind auch die Steine in der Klimakammer relativ stark besiedelt (A, B, D, E, K), zeigen aber dennoch im Vergleich zu den Kulturen im Neandertal einen weniger stark ausgeprägten Ansiedlungsprozess.

Die ersten Proben von Gotland sind nach sechs Monaten Kulturdauer ausgewertet worden. Hier zeigen sich zeitgleich zum Neandertal identische Differenzierungs- und Wachstumsvorgänge. Erste Ansiedlungsprozesse auf der Gesteinsoberfläche beginnen mit undifferenzierten Gewebeansammlungen (AA) und Gallertisierung (EE) sowie der Anlagerung kleinster Thallusbrösel von *P. nigrum* (BB). Im Vergleich zum Neandertal konnten sich allerdings zu diesem Zeitpunkt in den Kulturexperimenten von Gotland zeitlich nur vereinzelt Thalli von *P. nigrum* größer als 100µm (c) oder einzelne Hyphennetze (d) auf dem Gestein ansiedeln. Der allgemeine Differenzierungsprozess ist offensichtlich auf Gotland leicht verzögert. Da aber aus logistischen Gründen von Gotland keine frühen Proben nach zwei bis vier Wochen Kulturdauer entnommen werden konnten, können über den Entwicklungsbeginn keine vergleichenden Aussagen getroffen werden. Nach einem Jahr Kulturzeit haben die Proben auf Gotland weitgehend einen Entwicklungsstand erreicht, der dem im Neandertal nach acht Monaten entspricht. Zum Ende der gesamten Kulturperiode sind auch die Proben auf Gotland durch intensive Besiedlungsprozesse gekennzeichnet. Insgesamt zeigt ein Vergleich der Entwicklungstendenzen, dass die Proben im Neandertal den Proben auf Gotland ca. vier Monate in den Differenzierungsprozessen voraus sind. Die Kulturansätze in der Klima-

kammer dagegen erreichen zeitlich stark verzögert erst nach zwei Jahren den Entwicklungsstand, den die Kulturproben aus dem Neandertal bereits nach sechs Monaten gezeigt haben.

**II. 4.5.2.2 Interaktionsversuche mit *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum***

**Tabelle 2:** Vergleich der Entwicklungstendenzen zwischen *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

**Legende:**

- Kleiner Buchstabe = seltene Beobachtung
- Einzelner großer Buchstabe = einsetzender Prozess
- Doppelter großer Buchstabe = häufige Beobachtung

<b>C 1</b>	Vitale Loben von <i>C. cristatum</i>
<b>C 2</b>	Auswachsen langer Rhizoidhyphen
<b>C 3</b>	Loben von <i>C. cristatum</i> verwachsen miteinander
<b>C 4</b>	Loben von <i>C. cristatum</i> degenerieren
<b>C 5</b>	Loben von <i>C. cristatum</i> setzten sich auf <i>P. nigrum</i>
<b>C 6</b>	Loben von <i>C. cristatum</i> besiedeln die Gesteinsoberfläche
<b>CP 1</b>	Kleinste Brösel von <i>P. nigrum</i> (< 20µm) verfangen sich in den Rhizoidhyphen von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 2</b>	Kleinste Brösel von <i>P. nigrum</i> (< 20µm) besiedeln die Oberfläche von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 3</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 20 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 4</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 20 µm) verfangen sich in den Rhizoidhyphen von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 5</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 200 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 6</b>	Blaualgenfäden des Photobionten <i>Dichotrix orsiniana</i> besiedeln Loben von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 7</b>	Pilzhyphen von <i>P. nigrum</i> besiedeln Loben von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 8</b>	Blaualgen-/Bakterien-/Gallertgemisch besiedelt Loben von <i>C. cristatum</i>
<b>CP 9</b>	Loben von <i>C. cristatum</i> degenerieren durch starke Fremdbesiedlung

Kulturzeit	Neandertal	Gotland	Labor
3 ½ Monate	<b>C1C1 - C2C2 - c3</b> <b>C5C5 C6</b> CP1CP1 - CP2CP2CP3 - CP4CP4 - CP6	--	<b>C1C1 - C5</b> CP2 - CP3 - CP6
ca. 6 Monate	<b>C1C1 - C2C2 - C3C3</b> <b>C5C5 - C6C6</b> CP1CP1 - CP2CP2 - CP3CP3 - CP4CP4CP6	<b>C1C1 - C2C2 - C3C3</b> <b>C5C5 - C6C6</b> CP1CP1 - CP2CP2 - CP3CP3 - CP4CP4CP5CP5 - CP7CP7	<b>C1C1 - C5</b> CP2 - CP3 - CP6
ca. 9 ½ Monate	<b>C1C1 - C2C2 - C3C3</b> <b>C5C5 - C6C6</b> CP1CP1 - CP2CP2 - CP3CP3 - CP4CP4 - CP5CP5 - CP6CP6 - CP8CP8 - CP9CP9	--	<b>C1C1 - c3 - C5C5</b> CP2 - CP3 - CP5
ca. 12 Monate	s.o.	<b>C1C1 - C2C2 - C3C3</b> <b>C5C5 - C6C6</b> CP1CP1 - CP2CP2 - CP3CP3 - CP4CP4 - CP5CP5 - CP7CP7	<b>C1C1 - c3 - C5C5</b> CP2 - CP3 - CP5
ca. 18 Monate	s.o.	s.o.	<b>C1C1 -- C3C3C5C5 -</b> <b>C6</b> CP2 - CP5 - CP6

Die ersten Proben der Interaktionsversuche wurden aus dem Neandertal und aus der Klimakammer im Labor nach dreieinhalb Monaten Kulturdauer eingesammelt und ausgewertet. Hier zeichnen sich bereits deutliche Unterschiede in den Entwicklungstendenzen zwischen den Freiland- und Laborkulturen ab. Der Wachstumsvorgang im Neandertal ist gegenüber dem im Labor deutlich fortgeschritten. Im Neandertal zeigen die vitalen Loben von *C. cristatum* (C1C1) bereits das massive Auswachsen der charakteristischen langen Rhizoidhyphen (C2C2) und erste Tendenzen miteinander zu verwachsen (c3). Darüber hinaus können sie sich zahlreich auf der Oberfläche von *Placynthium nigrum* ansiedeln (C5C5) wie auch vereinzelt direkt auf der Gesteinsoberfläche (C6). In der Klimakammer dagegen können sich nur einzelne vitale Loben von *C. cristatum* (C1) auf der Oberfläche von *P. nigrum* ansiedeln (C5). Auch die Besiedlungsprozesse an den Loben von *C. cristatum* zeigen sich im Neandertal verstärkt. Hier bieten besonders die langen Rhizoidhyphen kleinen und größeren Bröseln von *P. nigrum* einen speziellen Ansiedlungsvorteil (CP1, CP2, CP3, CP4, CP6), der im Labor nicht vorhanden ist. Die allgemeinen Wachstumsprozesse schreiten besonders im Neandertal kontinuierlich voran.

Auch nach sechs Monaten ist der Differenzierungsvorsprung der im Neandertal entwickelten Kulturen zu den Proben in der Klimakammer weiterhin deutlich. Vielfältige Differenzierungsmuster werden unter den Kulturbedingungen im Labor auch bis zum Ende der Kulturdauer nicht ausgebildet (vgl. IV. 1.4). Darüber hinaus ist die Entwicklungsgeschwindigkeit der Differenzierungsvorgänge im Vergleich zu den Freilandkulturen zeitlich stark verzögert. Am Ende der Kulturperiode nach zwei Jahren zeigen die Proben im Labor weitgehend einen Entwicklungsstand, der im Neandertal bereits nach vier bis sechs Monaten erreicht ist.

Die ersten untersuchten Kulturproben von Gotland nach sechs Monaten Wachstumsperiode zeigen nahezu den gleichen Entwicklungsstand wie die Parallelkulturen aus dem Neandertal mit gleicher Entwicklungszeit. Hinsichtlich der Ansiedlung von *P. nigrum* auf *C. cristatum* kann ein leichter Entwicklungsvorsprung für die Kulturen von Gotland gegenüber den Proben aus dem Neandertal beobachtet werden. Dieser zeigt sich insbesondere darin, dass sowohl größere Thalli von *P. nigrum* (CP5CP5) als auch Pilzhyphen (CP7CP7) die Oberfläche von *C. cristatum* besiedeln. Bereits innerhalb der ersten sechs Monate werden in den Kulturen von Gotland die charakteristischen Interaktionsmuster zwischen den beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum* ausdifferenziert. Die Kulturen erreichen bereits zu diesem Zeitpunkt einen Differenzierungsgrad, den sie auch zum Ende der gesamten Kulturdauer aufweisen.

Im Neandertal schreiten mit der Dauer der Kulturexperimente auch die Entwicklungsprozesse kontinuierlich voran und verändern so das Gesamtbild. Neben größeren Thalli von *P. nigrum* (CP5CP5) werden die Loben von *C. cristatum* besonders von einem Konglomerat aus Blaualgen (CP6CP6), Bakterien und Gallerte (CP8CP8) massiv besiedelt, so dass in der Folge die stark besiedelten Fragmente von *C. cristatum* degenerieren (CP9CP9). Die für die prinzipiellen Wachstumsprozesse benötigte Entwicklungszeit ist in den Kulturen auf Gotland und im Neandertal weitgehend identisch.

Die Bedingungen im Neandertal führen darüber hinaus zu weiteren Differenzierungsprozessen (CP6, CP8, CP9), wie sie bis zum Ende der Versuchsphase auf Gotland so nicht beobachtet werden.

**II. 4.5.2.3 Interaktionsversuche mit *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea***

**Tabelle 3:** Vergleich der Entwicklungstendenzen zwischen *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

**Legende:**

- Kleiner Buchstabe = seltene Beobachtung
- Einzelner großer Buchstabe = einsetzender Prozess
- Doppelter großer Buchstabe = häufige Beobachtung

<b>S 1</b>	Vitale Fragmente von <i>S. symphorea</i>
<b>S 2</b>	Fragmente von <i>S. symphorea</i> setzen sich auf <i>Placynthium nigrum</i>
<b>S 3</b>	Fragmente von <i>S. symphorea</i> degenerieren
<b>S 4</b>	Fragmente von <i>S. symphorea</i> verbinden sich untereinander durch Gallertbrücken
<b>SP 1</b>	Kleinste Thallusbrösel von <i>P. nigrum</i> (< 20µm) besiedeln die Oberfläche von <i>S. symphorea</i>
<b>SP 2</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (bis 100 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>S. symphorea</i>
<b>SP 3</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 200 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>S. symphorea</i>
<b>SP 4</b>	Blualgen-/Gallertgemisch siedelt sich an <i>S. symphorea</i>
<b>SP 5</b>	Blualgenfäden des Photobionten <i>Dichotrix orsiniana</i> besiedeln <i>S. symphorea</i>
<b>SP 6</b>	Pilzhyphen von <i>P. nigrum</i> besiedeln <i>S. symphorea</i>
<b>SP 7</b>	Exzessive Besiedlung der Fragmente von <i>S. symphorea</i>
<b>SP 8</b>	Fragmente von <i>S. symphorea</i> degenerieren durch Fremdbesiedlung

Kulturzeit	Neandertal	Gotland	Labor
<b>3 ½ Monate</b>	<b>S1S1 - S2S2</b> SP1SP1 - SP2SP2.- SP3SP3 - SP4SP4SP6SP6 - SP7SP7 SP8		<b>S1S1 - s2</b>
<b>ca. 6 Monate</b>	<b>S1S1 - S2S2</b> SP1SP1 - SP2SP2.-.SP3SP3 - SP4SP4.-.SP6SP6 - SP7SP7.-SP8	<b>S1S1 - S2S2</b> SP1SP1 - SP2SP2.-.SP3SP3 - SP4SP4.-.SP5SP5 - SP6SP6 SP7SP7 - SP8SP8	<b>S1S1 - s2</b>
<b>ca. 9 ½ Monate</b>	<b>S1S1 - S2S2</b> SP1SP1 - SP2SP2.-.SP3SP3 SP4SP4.-.SP6SP6 - SP7SP7.- .SP8SP8	--	<b>S1S1 - S2 - s4</b> SP1 - SP2 - SP3
<b>ca. 12 Monate</b>	s.o.	s.o.	
<b>ca. 18 Monate</b>	s.o.	s.o.	<b>S1S1 - S2 - s3 - S4</b> SP1 - SP2 - SP3 - SP4 SP5 - SP7 - SP8
<b>ca. 2 Jahre</b>	s.o.	s.o.	<b>S1 - S2 - S3</b> SP1 - SP2 - SP3.-.SP4SP4 - SP5.-.SP7SP7 - SP8

Auch in der Ausdifferenzierung der Interaktionsmuster zwischen den beiden Blaualgenflechten *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea* zeigen die Kulturversuche in der Klimakammer im Vergleich zu den im Freiland durchgeführten Experimenten eine deutliche Entwicklungsverzögerung. In den ersten sechs Monaten zeigen die Fragmente von *S. symphorea* keine aktiven Wachstumsprozesse, sie bleiben vital (S1S1) und nur vereinzelt setzen sie sich durch leichte Gallertausscheidung auf der Oberfläche von *P. nigrum* fest (s2).

Erst nach einer Kulturdauer von neuneneinhalb Monaten entwickeln sich unter den artifiziellen Bedingungen zwischen den beiden Flechten erste charakteristische Assoziationsmuster. Einzelne Fragmente von *S. symphorea* verschmelzen durch die Ausbildung von Gallertbrücken (s4). Zusätzlich setzt die Besiedlung von *S. symphorea* durch unterschiedlich große Gewebebrösel der Blaualgenflechte *P. nigrum* ein (SP1, SP2, SP3). Die Kulturen im Labor zeigen mit diesem Entwicklungsstand tendenziell einen Differenzierungsgrad, der bei den Proben im Neandertal in noch verstärkter Intensität bereits nach dreieinhalb Monaten Kulturdauer zu beobachten ist (SP1SP1, SP2SP2, SP3SP3, SP4SP4, SP6SP6, SP7SP7, SP8). Es lässt sich damit also eine Entwicklungsverzögerung von nahezu einem halben Jahr feststellen. Auch unter den Kulturbedingungen in der Klimakammer setzen sich die Entwicklungs- und Ansiedlungsprozesse kontinuierlich fort (SP1, SP2, SP3, SP4SP4). Am Ende der Experimentierphase nach zwei Jahren, sind auch hier die Thallusfragmente von *S. symphorea* massiv besiedelt (SP7SP7) und degenerieren (SP8).

Wie oben bereits erwähnt haben die Kulturen im Neandertal schon nach 3 ½ Monaten intensive Differenzierungsprozesse ausgebildet (SP1SP1, SP2SP2, SP3SP3, SP4SP4, SP6SP6, SP7SP7, SP8). Am Ende des gesamten Untersuchungszeitraumes nach 2 Jahre nehmen auch hier die Degenerationsprozesse der massiv besiedelten Fragmente von *S. symphorea* nochmals zu (SP8SP8). Die Kulturproben im Neandertal zeigen im Vergleich zu den in der Klimakammer durchgeführten Versuchen einen deutlichen Entwicklungsvorsprung.

Die ersten Kulturproben von Gotland zeigen nach sechs Monaten einen Differenzierungsgrad, wie er weitgehend im Neandertal bereits nach dreieinhalb Monaten zu beobachten ist. Vitale Thallusfragmente von *S. symphorea* (S1S1) besiedeln auch hier die Oberfläche von *P. nigrum* (S2S2). Ebenso wird die Flechte *S. symphorea* selbst in vielfältiger Weise besiedelt, so durch unterschiedlich große Gewebebrösel von *P. nigrum* (SP1SP1, SP2SP2, SP3SP3), durch Blaualgen mit Gallerte SP4SP4), durch den Photobionten *Dichotrix orsiniana* (SP5SP5) sowie durch die Hyphen des Mycobionten von *P. nigrum* (SP6SP6). Die Besiedlung ist bereits so weit vorangeschritten (SP7SP7), dass auch hier die Fragmente von *S. symphorea* degenerieren (SP8SP8). Da von Gotland keine früheren Proben vorliegen, kann man keine absolute Aussage darüber treffen, ob die beobachteten Entwicklungsprozesse am natürlichen Standort auf der Karstalvar ebenso frühzeitig einsetzen wie die im Neandertal. Die Ergebnisse der Auswertung der weiteren Kulturproben lassen die Vermutung zu, dass die Entwicklungstendenzen zwischen den beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *S. symphorea* auf Gotland und

im Neandertal prinzipiell in ähnlicher Intensität und in ähnlichem Zeitraum verlaufen. Schon nach sechs Monaten zeigt sich ein nahezu identischer Differenzierungsgrad zwischen den Kulturproben im Neandertal und den Proben auf Gotland.

Die Kulturen in der Klimakammer dagegen zeigen eindeutig eine starke Entwicklungsverzögerung. Im Labor setzen erst nach 18 Monaten Kulturdauer Differenzierungsprozesse ein (SP4, SP7, SP8), die im Neandertal bereits nach dreieinhalb Monaten in noch verstärkter Intensität ausgebildet werden (SP4SP4, SP7SP7).

**II. 4.5.2.4 Interaktionsversuche mit *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida***

**Tabelle 4:** Vergleich der Entwicklungstendenzen zwischen *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

**Legende:**

- Kleiner Buchstabe = seltene Beobachtung
- Einzelner großer Buchstabe = einsetzender Prozess
- Doppelter großer Buchstabe = häufige Beobachtung

<b>L 1</b>	Vitale Loben von <i>Lecidea lurida</i>
<b>L 2</b>	Fragmente von <i>L. lurida</i> verwachsen miteinander
<b>L 3</b>	Fragmente von <i>L. lurida</i> setzen sich auf <i>Placynthium nigrum</i>
<b>L 4</b>	Fragmente von <i>L. lurida</i> degenerieren
<b>L 5</b>	Rhizinenhyphen wachsen aus dem Mark
<b>LP 1</b>	Kleinste Brösel von <i>P. nigrum</i> (< 20µm) besiedeln die Oberfläche von <i>L. lurida</i>
<b>LP 2</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (bis 200 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>L. lurida</i>
<b>LP 3</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 200 µm) besiedeln die Oberfläche von <i>L. lurida</i>
<b>LP 4</b>	Blualgenfäden des Photobionten <i>Dichotrix orsiniana</i> besiedeln die Oberfläche von <i>L. lurida</i>
<b>LP 5</b>	Kleinste Brösel von <i>P. nigrum</i> (< 20µm) besiedeln die morphologische Unterseite von <i>L. lurida</i>
<b>LP 6</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (bis 200 µm) besiedeln die morphologische Unterseite von <i>L. lurida</i>
<b>LP 7</b>	Thalli von <i>P. nigrum</i> (> 200 µm) besiedeln die morphologische Unterseite von <i>L. lurida</i>
<b>LP 8</b>	Pilzhypen von <i>P. nigrum</i> besiedeln die Oberfläche von <i>L. lurida</i>
<b>LP 9</b>	Extreme Besiedlung der Fragmente von <i>L. lurida</i>
<b>LP 10</b>	Fragmente von <i>L. lurida</i> degenerieren durch Fremdbesiedlung

Kulturzeit	Neandertal	Gotland	Labor
<b>3 ½ Monate</b>	L1L1 LP1 - LP2 - LP3 - LP4.-LP5 -LP7 - LP8		L1.-L4
<b>ca. 6 Monate</b>	L1L1 LP1 - LP2 - LP3 - LP4.-LP7 - LP8	L1L1 - l5 lp1 - lp2 - lp5	L1.-L4
<b>ca. 9 ½ Monate</b>	L1L1 - L3.-L5L5 LP3 - LP4 - LP6 - LP9		L3 - L4
<b>ca. 12 Monate</b>	s.o.	L1L1 - l5 lp5 - lp7	
<b>ca. 18 Monate</b>	L1L1 - L2L2 - L3L3.-L5L5 LP3LP3 - LP4 - LP7.-L 8 - LP9L9	L1 - L2L2- L4L4 - l5 LP1 - lp2 - lp6 - LP 7	L3 - L4L4 LP6
<b>ca. 2 Jahre</b>	s.o.	s.o.	s.o.

In den Entwicklungsabläufen, die zur Ausbildung der typischen Interaktionsmuster zwischen der Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* und der Grünalgenflechte *Lecidea lurida* führen, lassen sich zwischen den im Freiland und im Labor durchgeführten Kulturexperimenten gravierende Unterschiede erkennen. Für die unter den artifiziellen Bedingungen in der Klimakammer durchgeführten Kulturen ergibt sich eine starke Verzögerung der allgemeinen Differenzierungsprozesse wie bereits in 4.4 beschrieben. Die Grünalgenflechte *L. lurida* zeigt eine geringe Adaptionfähigkeit an die im Labor vorherrschenden Kulturbedingungen. Wenn auch einige Fragmente noch vital bleiben (L1), zeigen andere bereits erste Degenerationserscheinungen (I4). Aktive Wachstumsprozesse lassen sich noch nicht erkennen. Erst nach neuneinhalb Monaten Kulturdauer können sich einzelne Fragmente von *L. lurida* auf der Oberfläche von *P. nigrum* ansiedeln (L3), wobei gleichzeitig die Degenerationsprozesse bei der Grünalgenflechte voranschreiten (L4). Am Ende der gesamten Kulturperiode ist der überwiegende Anteil der Fragmente von *L. lurida* abgestorben (L4L4). Sie werden von der Blaualgenflechte *P. nigrum* als Substrat genutzt (LP6).

Auch der Vergleich der Freilandkulturen zeigt starke Unterschiede hinsichtlich der einzelnen Differenzierungsschritte. Innerhalb der ersten dreieinhalb Monate entwickeln sich in den Kulturproben im Neandertal zwischen den beiden Flechtenpartnern die typischen Interaktionsmuster. Die Fragmente von *L. lurida* bleiben vital (L1L1) und zeigen sowohl an der morphologischen Unterseite (LP5, LP7) als auch auf der kompakten oberen Rinde Ansiedlungen von kleineren und größeren Thalli der Flechte *P. nigrum* (LP1, LP2, LP3) wie auch des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (LP4) und der Mycobiontenhyphen von *P. nigrum* (LP8). Nach neuneinhalb Monaten Kulturperiode setzen mit dem Auswachsen der langen Rhizoidhyphen weitere Differenzierungsvorgänge ein (L7L7). Auch die Besiedlung von *L. lurida* schreitet kontinuierlich voran (LP9).

Die Proben auf Gotland zeigen dagegen nach sechs Monaten Kulturdauer gegenüber den Kulturversuchen aus dem Neandertal deutliche Entwicklungsverzögerungen. Zwar setzt das Auswachsen der langen Rhizoidhyphen bei *L. lurida* auf Gotland früher ein (I7), aber die Ansiedlung von *P. nigrum* auf *L. lurida* ist deutlich eingeschränkt (lp1, lp2, lp5). Auch am Ende der Kulturdauer nach zwei Jahren zeigen die Kulturen auf Gotland gegenüber den Proben vom Neandertal noch eine deutliche Entwicklungsverzögerung. Die interaktiven Prozesse zwischen *P. nigrum* und *L. lurida* entwickeln sich in den Kulturversuchen am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland zeitlich verzögert und weniger intensiv als in dem Untersuchungsgebiet im Neandertal.

Die Gegenüberstellung der Differenzierungsprozesse hat in allen Versuchsansätzen gezeigt, dass Kulturversuche unter den artifiziellen Bedingungen im Labor in der Ausbildung der interspezifischen Interaktionen eine mehr oder weniger stark ausgeprägte Verzögerung aufweisen. Die Entwicklung am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland korreliert mit der Differenzierungsgeschwindigkeit im Neandertal oder

zeigt leichte Tendenzen der zeitlichen Verzögerung. Die Entwicklungsprozesse im Neandertal zeigen oft einen deutlichen zeitlichen Entwicklungsvorsprung gegenüber allen Vergleichskulturen.

## **II. 5 Diskussion – Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft**

Die für die Karstalvar der schwedischen Ostseeinsel Gotland charakteristische xerophile Flechtengesellschaft spiegelt ein hoch komplexes Multibeziehungssystem wider. Derartige terrestrische Flechtengemeinschaften werden neben intraspezifischen insbesondere durch interspezifische Interaktionen der hier eng miteinander vergesellschafteten Flechtenarten geprägt. Die hier vorkommende xerophile Flechtengesellschaft ist aufgrund ihrer Ausprägung besonders gut geeignet, um die Entstehungsprozesse interspezifischer Interaktionen zu untersuchen. Mit den in dieser Arbeit durchgeführten Kulturexperimenten ist neben den charakteristischen Initialstadien der Besiedlungsprozesse und dem Charakter der hier ausdifferenzierten Interaktionsmuster insbesondere die Dynamik des gesamten Multibeziehungssystems und das Adaptionspotential der verschiedenen Flechtenvertreter an unterschiedlichen exogenen Faktoren untersucht worden.

### **II. 5.1 Das vertikale Besiedlungsmodell der xerophilen Flechtengesellschaft**

Die hier bearbeitete Fragestellung basiert auf bereits gewonnenen Erkenntnissen aus vorherigen Arbeiten (Ott et al. 1996, 1997 a&b). Um die mit Hilfe der Kulturexperimente erhaltenen Ergebnisse mit den bekannten Gegebenheiten am natürlichen Standort vergleichen und diskutieren zu können, sollen zunächst die Besonderheiten des Mikro-Ökosystems der xerophilen Flechtengesellschaft dargelegt werden.

In ihren ausführlichen anatomisch-morphologischen Untersuchungen mit der xerophilen Flechtengesellschaft erarbeitete Osenberg (1993) die Charakteristika dieses Mikro-Ökosystems und hat in Anlehnung an das horizontale Zonierungsmodell von Elders (1991) ein vertikales Besiedlungsmodell entworfen, mit dem die komplexen Interaktionsmuster innerhalb dieser Flechtengemeinschaft verdeutlicht werden (Abb. 28). Die offen exponiert anstehenden Kalkfelsen der Karstalvar werden nur durch Kryptogamen besiedelt. Die xerophile Flechtengesellschaft prägt hier dominierend das Vegetationsbild. Die hier vorkommenden Arten sind mosaikartig verteilt und besiedeln den Standort in einer bestimmten Abfolge, wobei Cyanobakterien als Pionierbesiedler auftreten, gefolgt von der Krustenflechte *Placynthium nigrum*. Neben *P. nigrum* wird dieser Standort auch von den Blaualgenflechten *Synalissa symphorea* und *Collema cristatum* sowie von den Grünalgenflechten *Lecidea lurida* und *Psora decipiens* besiedelt. Diese Flechten bilden die erwähnte xerophile Flechtengesellschaft und bilden ein charakteristisches Mikro-Ökosystem in Abhängigkeit von der Mikrotopografie der Kalkplatten sowie der Wasserverfügbarkeit.

In den interspezifischen Interaktionsprozessen nimmt *P. nigrum* eine Schlüsselposition ein. Die Flechte wächst über das Substrat und bildet dort, wo sie mit *S. symphorea* zusammentrifft, ein dichtes flaches Polster oder überwächst ihre Thalli. Diese Polster dienen den Grünalgenflechten *L. lurida* und *P. decipiens* als Substrat zur Ansiedlung auf den offenen Kalkflächen. Beide Flechten bilden dabei auffallend lange Rhizinenstränge, um sich so in den Thalli von *P. nigrum* zu verankern. Durch das Überwachsen zerbricht die lichenisierte Assoziation von *P. nigrum*, Mycobiont und Photobiont lösen sich aus ihrem Thallusverband. Büschelförmige Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* wie auch einzelne Hyphen des Mycobionten wachsen am Rand des Überlappungsbereiches aus, erreichen die Oberfläche und relichenisieren zu einem neuen Thallus. Mit zunehmendem Wachstum von *P. nigrum* auf *L. lurida* stirbt der Grünalgenthallus ab. Das gegenseitige Überwachsen wiederholt sich mehrfach, so dass innerhalb der Flechtengemeinschaft ein mehrstufiges komplexes Interaktionssystem entsteht (Abb. 28), das durch graduelle Übergänge vom Mutualismus bis hin zum Parasitismus geprägt ist. Das gegenseitige Überwachsen führt zwar zur Schädigung des individuellen Thallus, aber nicht des Gesamtvorkommens am jeweiligen Kleinstandort (Ott et al. 1997b).

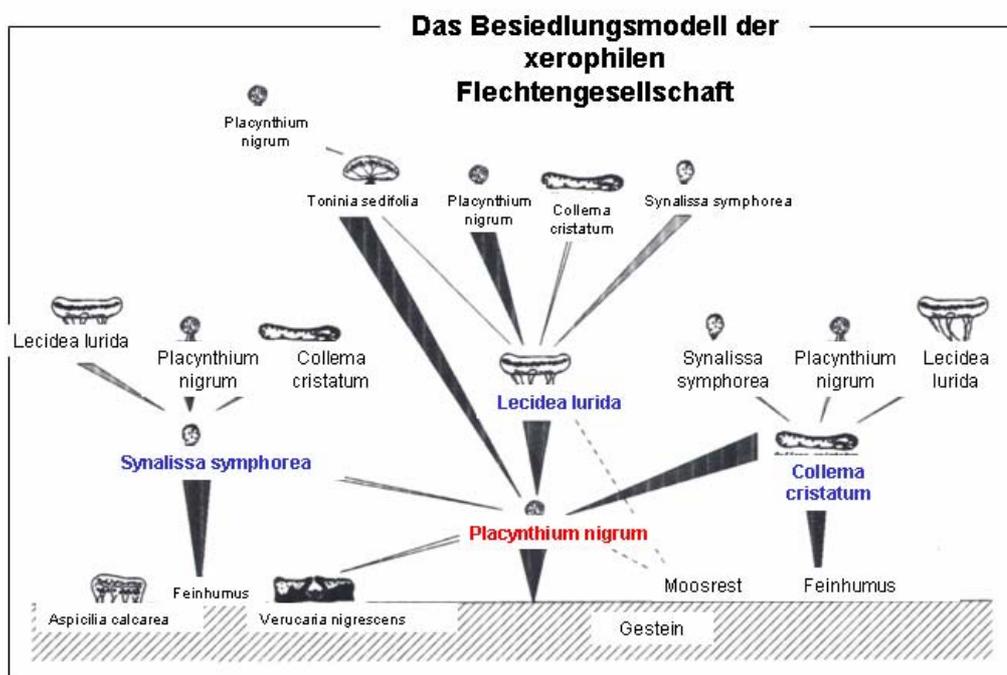


Abb. 28: Vertikales Besiedlungsmodell der xerophilen Flechtengesellschaft nach Osenberg (1993)

## **II. 5.2 Primärversuche - allgemeine Entwicklungsprozesse von *Placynthium nigrum* auf Gotland, im Neandertal und unter artifizialen Laborbedingungen**

Um die Entstehung und die Dynamik des komplexen Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft mit Hilfe der Kulturversuche untersuchen zu können, waren zunächst spezielle Voruntersuchungen in Form der sogenannten Primärversuche notwendig. In dieser primären Versuchsphase musste zunächst sichergestellt werden, dass sich die Blaualgenflechte *P. nigrum*, die, wie oben beschrieben, für die Entstehung des gesamten Systems eine wichtige Schlüsselfunktion einnimmt, erfolgreich auf dem noch unbesiedelten Kalkgestein ansiedeln lässt. Am natürlichen Standort besiedelt *P. nigrum* als Pionier zunächst als einzige Flechte das nackte, unbesiedelte Kalkgestein und dient so den anderen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft als Substrat. Damit bildet diese Blaualgenflechte die Basis zur Entstehung der stockwerkartigen Flechtengemeinschaft mit ihren vielfältigen interspezifischen Interaktionen (Ott et al. 1997 b).

### **II. 5.2.1 Regenerationsprozesse bei *Placynthium nigrum***

*Placynthium nigrum* zeigt in allen Kulturversuchen in Abhängigkeit vom Untersuchungsstandort ein mehr oder weniger stark ausgeprägtes Regenerationspotential. Als Regeneration wird in den Kulturexperimenten die Wiederherstellung eines zuvor bestandenen Zustandes definiert, d. h. verletzte Thallusstrukturen werden repariert und können sich weiterentwickeln. Dabei können die eingesetzten Mechanismen, die schließlich zur Regeneration der verletzten Strukturen führen, den Prozessen allgemeiner Entwicklung oder Differenzierung sehr ähnlich sein. Regenerationsprozesse aus absterbenden oder beschädigten Thalli sind bei Flechten neben der sexuellen und vegetativen Reproduktion besonders für die Standortbehauptung von großer Bedeutung (Jahns & Schuster 1981; Jahns & Ott 1990; Ott et al. 1993; Gassmann & Ott 2000). Während bei der sexuellen Reproduktion die einzelnen Bionten isoliert verbreitet werden und die vom Mycobionten gebildeten Ascosporen zunächst auf eine erfolgreiche Relichenisierung mit dem passenden Photobionten angewiesen sind, werden mit den vegetativen Diasporen wie z.B. Soredien oder Isidien beide Bionten gemeinsam verbreitet. Sie benötigen aber, wie auch die Sporen des Mycobionten, das richtige Substrat, bevor die Entwicklung zu einem neuen Thallus beginnen kann und so der neue Standort besiedelt wird. Häufig degenerieren zunächst die vegetativen Verbreitungseinheiten zu einem undifferenzierten Gewebeklumpen, bevor der Prozess, der Thallusneubildung einsetzt (Jahns & Ott 1990, Gassmann & Ott 2000). Die Thallusneubildung ist ein relativ langwieriger Prozess da die Flechten eine geringe Zuwachsrates aufweisen (Jahns et al. 1978, Haffelner & Grill 1981; Jahns & Ott 1982). Die Entwicklung anderer Strategien zur Standorterhaltung wie z. B. die von Regenerationsprozessen, erscheint damit vorteilhaft.

Verändert sich der Zustand eines intakten Flechtenthallus, sei es durch mechanische Verletzungen, durch Alterung oder durch veränderte Standortbedingungen, reagiert er mit Prozessen, die der Erneuerung oder Wiederherstellung des alten Zustandes dienen (Jahns & Ott 1990, Henssen & Jahns 1973). Diese Prozesse werden als Regeneration bezeichnet. Häufig sind derartige Regenerationsprozesse an die vegetativen Fortpflanzungsstrukturen gekoppelt (Du Rietz 1924; Jahns 1984; Jahns & Ott 1990; Ott et al. 1993). So beobachtete Du Rietz (1924), dass die Standortverhältnisse bei vielen Flechten Einfluss auf die Menge und die Intensität der Soredien- und Isidienproduktion haben. Bei *Lobaria pulmonaria* dienen Isidien, die sich zuvor aus Soredien gebildet haben, der Regeneration, indem sie sich zu kleinen Loben mit Rhizinen entwickeln (Ott et al. 1993). Auch bei anderen Flechten sind ähnliche Regenerationsmechanismen beschrieben worden (Jahns 1984; Honegger 1987; Jahns & Ott 1990, 1993). Bei *Physcia orbicularis* wachsen auf degenerierten Thallusbereichen Soredien zu Loben aus und dienen so der Regeneration (Jahns & Ott 1990). Ebenso können sich Pycnidien und Cilien aus dem Randbereich alter Thalli von *Cetraria islandica* zu neuen Thallusloben entwickeln (Jahns & Schuster 1981). Die Bildung regenerativer Loben wurde ebenso bei Arten der Gattung *Platismatia* (Jahns & Ott 1990), *Pseudevernia* (Ott et al. 1993), *Peltigera* und *Nephroma* beschrieben (Wetmore 1960; Ott et al. in Druck). Bei all diesen Regenerationsstrategien wird eine Besonderheit der Flechten deutlich: Eine endgültige Determinierung der Zellen und Gewebe ist bei Flechten nicht gegeben, nach Bedarf ist ein kontinuierlicher Umbau möglich. Es wird vermutet, dass die Pilzhyphen aus der Mark- und Rindenschicht jederzeit in den meristematischen Zustand übergehen können und so z.B. die oben beschriebenen Regenerationsprozesse vollzogen werden können.

Auch wenn bei *P. nigrum* in allen Kulturexperimenten unabhängig davon, ob sie im Freiland oder unter den artifiziellen Bedingungen im Labor durchgeführt wurden, Regenerationsvorgänge zu beobachten waren, zeigte die Flechte in Abhängigkeit des Untersuchungsgebietes unterschiedliche Regenerationsmechanismen.

### **II. 5.2.1.1 Regeneration von *Placynthium nigrum* am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland**

*Placynthium nigrum* greift nicht wie für andere Flechten beschrieben auf eine vegetative Verbreitung durch Soredien oder Isidien zurück, ihre Regenerationsmechanismen sind damit nicht an die vegetativen Verbreitungseinheiten gekoppelt. Für diese Flechte ist es wichtig, andere Regenerationsstrategien zu entwickeln, um den Standort behaupten zu können. *P. nigrum* zeigt in allen hier durchgeführten Kulturexperimenten Regenerationsprozesse. Für die Kulturversuche wurden einzelne Thallusareolen der Krustenflechte aus ihrem Thallusverband herauspräpariert oder aber fein gemörsert und dann auf die noch unbesiedelten Kalksteine übertragen (vgl. Kap. I. 2.2). Wie auch bei anderen Flechtenarten beobachtet können besonders mechanische Verletzungen Regulations- und Wachstumsprozesse stimulieren (Jahns 1987; Henssen & Jahns 1973; Jahns & Ott 1990; Ott et al 1993, Ott et al 2003), so z. B. bei *Solorina crocea* (Jahns

1987) und *Peltigera praetextata* (Henssen & Jahns 1973). Durch die Verletzung der Thallusoberfläche setzt eine Wundreaktion ein, die letztlich zur Regeneration des verletzten Gewebes führt. Zusätzlich wird postuliert, dass durch die Verletzung der Thallusoberfläche eine mögliche Änderung des Mikroklimas innerhalb des Flechtenthallus einhergeht und damit entsprechende Regenerationsvorgänge ausgelöst werden. Die oben beschriebene Präparation für die Kulturversuche führt zur Schädigung des Thallus bei *P. nigrum*, offene Oberflächen entstehen und damit ist auch hier eine Veränderung des Mikroklimas innerhalb des Thallus wahrscheinlich. So kann durch eine verletzte Oberfläche das Wasser schneller in den Thallus eindringen, aber auch schlechter zurückgehalten werden, da der Verdunstungsschutz durch ein gallerthaltiges Abschlussgewebe fehlt. Auch die Lichteinstrahlung wird intensiver. Während bei verschiedenen Flechten die Regenerationsprozesse durch exzessives Wachstum des Pilzpartners deutlich werden (Ott et al. 1993; Ott et al. 2003), stellt sich die Regeneration bei *P. nigrum* in den Kulturversuchen auf Gotland durch starke Gallertproduktion ein. Die durch die mechanischen Verletzungen entstandenen offenen Oberflächenareale werden in diesem Kulturansatz bei *P. nigrum* durch intensive Gallerteinlagerung flächig verschlossen. Die verschiedenen Regenerationsmechanismen von *P. nigrum* werden zu einem späteren Zeitpunkt diskutiert.

Es ist bekannt, dass die Produktion von Gallerte für allgemeine Differenzierungs-, Wachstums- und Regenerationsprozesse von großer Bedeutung ist (Ahmadjian & Jacobs 1983, Schuster 1985; Ott 1987; Galun 1988; Honegger 1990). Der Gallertfilm verschließt die Thallusoberfläche und bietet damit erneuten Schutz vor zu hoher Einstrahlung und Austrocknung. Nach der Regeneration setzen allgemeine Wachstumsprozesse ein. Regeneration (Gallertausscheidung) und Wachstum verlaufen in den Kulturversuchen auf Gotland nach dem gleichen Prinzip, auch die Wachstumsprozesse gehen mit Gallertproduktion einher, die Übergänge sind fließend.

Offene Oberflächen zeigen sich nicht nur bei den durch die Präparation verletzten Bröseln von *P. nigrum*, auch einzelne Thallusareolen sind oberflächlich beschädigt. Diese Verletzungen scheinen sekundär im Verlauf der Kulturperiode entstanden zu sein. Regen, Wind und die Beschädigung durch Tiere (Peake & James 1967; Gerson 1973; Fröberg et al 1993) scheinen hier sehr wahrscheinlich. Der Thallus von *P. nigrum* ist im trockenen Zustand sehr porös, so können schon die geringsten mechanischen Belastungen zur Schädigung der Oberflächenstruktur durch Abbrechen von Thallusareolen führen. Ähnliches konnte bei den großen Thalli einzelner Arten der Gattung *Peltigera* und *Nephroma* beobachtet werden. Auch diese Thalli werden bei Austrocknung sehr brüchig, und können leicht durch physikalische Einflüsse beschädigt werden (Ott et al. 2003).

Auf Gotland ist das Prinzip der Regeneration von größeren Thallusareolen wie auch kleineren Thallusbröseln identisch. *P. nigrum* regeneriert am natürlichen Standort der Karstalvar stets durch starke Gallertproduktion.

### II. 5.2.1.2 Regeneration von *Placynthium nigrum* im Neandertal

Der Regenerationsprozess von *P. nigrum* stellt sich in den im Neandertal durchgeführten Kulturexperimenten deutlich anders dar als auf Gotland. Zum einen ist das Regenerationspotential prinzipiell nicht so ausgeprägt wie am natürlichen Standort auf der Karstalvar. Häufig findet man im Neandertal Kulturträger mit Thallusfragmenten, die noch eine offene, löchrige Oberflächenstruktur aufweisen, die Regeneration des verletzten Gewebes also noch nicht eingesetzt hat. Dem gegenüber könnte argumentiert werden, dass es sich bei den hier noch nicht regenerierten Gewebefragmenten um neue mechanische Beschädigungen handeln könnte und daher noch keine Regenerationserscheinungen zu beobachten sind. Neue mechanische Verletzungen von Thallusareolen oder –bröseln z.B. durch Tiere oder andere Umwelteinflüsse sind nicht auszuschließen (Peake & James 1967, Gerson 1973; Gerson & Seaward 1977; Fröberg et al. 1993), dieser Sachverhalt gilt aber auch für die Kulturexperimente auf Gotland. Dennoch findet man derartige Kulturträger mit noch nicht regenerierten Thallusstrukturen nur im Neandertal, aber nicht auf der Karstalvar. Auch wenn die prinzipielle Regenerationsfähigkeit von *P. nigrum* im Neandertal herabgesetzt ist, werden von der Krustenflechte andere Regenerationsstrategien entwickelt. Damit reagiert *P. nigrum* zwar auf die veränderten Umweltbedingungen, zeigt aber ebenso ein außerordentlich hohes und flexibles Adaptionspotential an veränderte Standortbedingungen. Im Neandertal spielt die Gallertproduktion für die Regenerationsvorgänge zunächst eine untergeordnete Rolle, die starke Gallertisierung unterbleibt in der ersten Phase des Regenerationsprozesses. Zuerst kommt es unter den hier herrschenden Kulturbedingungen zum massiven Austritt der Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* (**Abb. 22f**) wie auch zum verstärkten Hyphenauswuchs des Pilzpartners. In der Folge treffen beide Bionten erneut aufeinander, relichenisieren und bilden neues Thallusgewebe. Am natürlichen Standort nutzt *P. nigrum* diese Strategie zur Verbreitung. Das Thalluslager von *P. nigrum* ist durch eine auffallend lockere Assoziation zwischen beiden Symbiosepartnern gekennzeichnet. *P. nigrum* zeigt eine einfache, noch sehr ursprüngliche Thallusorganisation. Der Cyanobiont *Dichotrix orsiniana* wird von den Pilzhyphen derart umwachsen, dass er in eine bestimmte Form gezwungen wird. Die fädige Blaualge versucht häufig aus dem Thallusverband auszubrechen und so der Umklammerung durch den Mycobionten zu entweichen. Häufig folgen die Hyphen den aus dem Thallus herauswachsenden Algenfäden, versuchen sie zu umwachsen und erneut in das Lager zu integrieren. (Ott et al 1997b). Diese besondere Strategie des Wachstums dient der Flechte am natürlichen Standort besonders zur Verbreitung und wird hier im Neandertal als besonderes Regenerationsprinzip eingesetzt. Die Krustenflechte *P. nigrum* zeigt damit eine hohe Plastizität bezüglich allgemeiner Wachstums- und Differenzierungsstrategien, was möglicherweise mit ihrer einfachen, noch sehr ursprünglichen Thallusorganisation zu erklären ist. Unter den veränderten Standortbedingungen scheinen die für die Flechte typischen Regenerationsprozesse nicht einzusetzen, die

Gallertbildung bleibt aus. Auch wenn die Regeneration im Neandertal prinzipiell herabgesetzt ist, setzt *P. nigrum* aufgrund ihrer Dynamik andere Mechanismen zur Regeneration ein. Es liegt nahe, dass Flechten mit einer noch ursprünglichen und einfachen Thallusorganisation eine besonders gering ausgeprägte Determination der Zellen und Gewebe haben. Damit können, wie *P. nigrum* in den Kulturversuchen im Neandertal gezeigt hat, entsprechende Regenerations-, Wachstums- und Differenzierungsvorgänge mit besonderer Flexibilität und Plastizität an jeweilige Bedingungen angepasst werden.

### II. 5.2.1.3 Regeneration von *Placynthium nigrum* in der Klimakammer im Labor

Unter den artifiziiellen Kulturbedingungen in der Klimakammer im Labor zeigt *P. nigrum* ein noch wesentlich geringeres Regenerationsvermögen als im Neandertal. Offene Oberflächen abgebrochener Thallusareolen (**Abb. 26i**) sowie offene Lumen beschädigter Pilzhyphen (**Abb. 26j**) werden weder durch die auf Gotland noch durch die im Neandertal gezeigten Regenerationsvorgänge verschlossen. Wenn auch *P. nigrum* zunächst unter den Bedingungen im Labor keine aktiven Regenerationsvorgänge zeigt, kann dennoch die Adaptionfähigkeit an die hier herrschenden artifiziiellen Bedingungen postuliert werden, da an den verletzten Thallusstrukturen von *P. nigrum* keine Degenerationsprozesse eingetreten sind. Die Flechte muss sich also an die hier herrschenden Kulturbedingungen angepasst haben. Wie in Kap. II. 4.4 beschrieben wurde, können prinzipielle Wachstums- und Differenzierungsvorgänge auch im Labor beobachtet werden (s. u.), ebenfalls ein Hinweis auf die Adaption von *P. nigrum* an diese Bedingungen. Schließlich deutet sich dennoch eine leichte Regenerationstendenz nach acht Monaten Kulturperiode durch eine geringe oberflächliche Auflagerung von Gallerte auf beschädigten Thallusstrukturen an (**Abb. 26i**). An dieser Stelle lässt sich nicht eindeutig zuordnen, ob es sich wirklich um einsetzende Regenerationsvorgänge handelt oder um allgemeine Wachstumsprozesse, die auch stets mit Gallertproduktion einhergehen (s. u.). Für die Beurteilung der Anpassungsfähigkeit und Plastizität der Flechte *P. nigrum* an gänzlich verschiedene Kulturbedingungen ist dies aber von untergeordneter Bedeutung.

*P. nigrum* hat sich an die Kulturbedingungen im Labor angepasst, wenn auch im Vergleich zu den im Freiland durchgeführten Experimenten (Gotland, Neandertal) ein stark herabgesetztes Regenerationsvermögen die Folge war.

Zusammenfassend kann formuliert werden, dass *P. nigrum* prinzipiell in den Kulturversuchen bezüglich der Regenerationsprozesse ein hohes Anpassungs-potential an die veränderten Standortbedingungen gezeigt hat. Die erfolgreiche Anpassung von *P. nigrum* an verschiedene klimatische Bedingungen hatte allerdings deutliche Auswirkungen auf das von dieser Flechte bisher bekannte Regenerationsverhalten am natürlichen Standort.

Die Auswirkungen scheinen mit dem Aufwand der Anpassung zu korrelieren und spiegeln sich einerseits im Grad des allgemeinen Regenerationspotentials, andererseits in

veränderten Regenerationsstrategien wider. So zeigt sich, dass der Aufwand der Anpassung von *P. nigrum* an die im Neandertal herrschenden Bedingungen weniger starke Auswirkungen auf den allgemeinen Regenerationsprozess verursachte als im Labor. Im Neandertal zeigt sich zwar eine veränderte Regenerationsstrategie, die prinzipielle Regenerationsfähigkeit blieb aber erhalten. Es liegt nahe, dass die Anpassung an die im Labor herrschenden artifiziellen Bedingungen einen besonderen Grad der Plastizität und Dynamik der Flechte erforderten, daher auch stärkere Auswirkungen zu erwarten waren, die sich schließlich in der nahezu fehlenden bzw. stark herabgesetzten Regenerationsfähigkeit äußerten.

### **II. 5.2.2 Wachstumsprozesse bei *Placynthium nigrum***

Neben der Regenerationsfähigkeit, die zur Wiederherstellung von verletztem Thallusgewebe führte, zeigte *Placynthium nigrum* in allen Kulturversuchen allgemeine Wachstumsprozesse. Damit konnte erneut die erfolgreiche Anpassung und die Plastizität dieser Flechte an die unterschiedlichen Standorte mit ihren verschiedenen klimatischen Bedingungen verdeutlicht werden. Auch hier zeigten sich Korrelationen zwischen dem Aufwand der Anpassung und dem Grad der Auswirkung auf die allgemeinen Wachstumsvorgänge.

#### **II. 5.2.2.1 Wachstumsprozesse von *Placynthium nigrum* am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland**

*P. nigrum* entwickelte in den Kulturversuchen am natürlichen Standort der Karstalvar (Gotland) vielfältige Wachstumsprozesse. Sie waren durch das Auswachsen einzelner Pilzhyphen aus dem Thallusverband, durch Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana*, die sich aus dem Thallusgewebe lösten, sowie damit einhergehende starke Gallertproduktion gekennzeichnet (Kap. II. 4.2).

Die in diesen Kulturexperimenten aus dem Thallusgewebe von *P. nigrum* auswachsenden Pilzhyphen erinnern an das bereits von Schuster (1985) beschriebene „erweiterte Spinnenstadium“, das er in seinen Kulturansätzen zur Untersuchung der Ontogenie von Flechten beobachten konnte. Er untersuchte mit Kulturen im Freiland die Entwicklung von *Hypogymnia physodes* und *Usnea filipendula* ausgehend von der Soredie bis hin zum ausdifferenzierten Flechtenthallus. Das Auswachsen von Pilzhyphen nur aus dem Randbereich der auf dem Substrat aufliegenden Fläche der ausgesäten Soredien führte zu einer spinnenähnlichen Figur, die schon von Jahns (1979) als „Spinnenstadium“ bezeichnet wurde. Im weiteren Verlauf von Schusters Kulturexperimenten differenzierten sich die angewachsenen Soredien zu einem sogenannten „weiterentwickelten Spinnenstadium (Hyphennetz)“, bei dem sich die auswachsenden Hyphen rund um den Soredienkörper vernetzten. In diesem Entwicklungsstadium wuchsen nun nicht nur die dem Substrat aufliegenden Hyphen aus den Soredien heraus.

Ähnliches konnte in den Kulturversuchen bei *P. nigrum* beobachtet werden. Sowohl aus den größeren Thallusareolen als auch aus den kleineren Bröseln wuchsen die Pilzhyphen aus allen Bereichen des Gewebes. Sie lösten sich aus dem

Thallusverband, wuchsen aus der Tiefe zur Areolen- oder Bröseloberfläche (**Abb. 10b**, **Abb. 10c**, **Abb. 10g**, **Abb. 10h**, **Abb. 21i**) und konnten die zwischen den einzelnen Teilareolen und formlosen Bröseln bestehenden Hohlräume verschließen. In der Folge ging die areolierte Oberflächenstruktur von *P. nigrum* verloren und eine homogene Gewebeoberfläche entstand. Mit einsetzender Gallertproduktion wurden dann die aus dem Thallusverband isolierten Pilzhyphen in eine schützende Matrix gebettet. Die Gallerte bot den isolierten Pilzhyphen Schutz vor Verdunstung und Einstrahlung (Schuster et al. 1985; Ott 1987b). Auch einzelne Blaualgenfäden oder Büschel des Photobionten *Dichotrix orsiniana* lösten sich aus dem Thallusverband heraus, wuchsen zur Oberfläche und wurden gemeinsam mit den Pilzhyphen in die Gallertmatrix eingebunden (**Abb. 10i**, **Abb. 10j**). Wie bereits unter Kapitel I. 5.2.1 dargelegt ist die für *P. nigrum* besonders lockere Assoziation zwischen beiden Bionten für diese Strategie von besonderer Bedeutung. Die einzelnen Bionten können sich einerseits leicht aus dem Thallusverband lösen (Ott 1997b), andererseits umwachsen die Pilzhyphen die isolierten Fäden von *Dichotrix orsiniana* und durch die gemeinsame Verklebung mit Gallerte kann neues Grundgewebe gebildet werden. Verschiedene Autoren haben bereits mehrfach auf die Bedeutung der Gallertproduktion für verschiedene Wachstums- und Differenzierungsvorgänge hingewiesen. So betonte Ott (1987b) mehrfach in ihren Untersuchungen die Wichtigkeit der Gallertausscheidung besonders für die Jugendentwicklung bei verschiedenen Flechten, während Schuster (1985) wiederholt ihre Bedeutung für spezielle Entwicklungsschritte und allgemeine Differenzierungsprozesse herausgearbeitet hat. Auch er konnte beobachten, wie eng beieinander liegende Hyphen durch Gallerte miteinander verklebten, die Ausbreitung des lockeren Flechtwerkes damit beendet wurde, sich die Gallerteinlagerung verdichtete und schließlich, wie oben für *P. nigrum* beschrieben, neues Thallusgewebe aufgebaut wurde.

Insgesamt hat die Flechte *P. nigrum* unter den Kulturbedingungen identische Wachstums- und Verbreitungsstrategien entwickelt, die mit den beobachteten Strategien unter natürlichen Bedingungen vergleichbar sind (Ott et al. 1997b). Auch Degenerationsprozesse bei Flechten können häufig ähnliche Details zeigen. Durch eine Verschiebung des Symbiosegleichgewichts lösen sich einzelne Bionten aus dem Thallusverband und leiten die Degeneration des Gewebes ein (Schuster 1985; Klöckner 1998; Gassmann und Ott 2000). Bei *P. nigrum* kommt es zunächst zur Lockerung der Thallusorganisation, eine weitere Degeneration bleibt aber aus, da die Bionten erneut relichenisieren (Ott et al. 1997b). In den Kulturversuchen wurden die isolierten Bionten in eine gemeinsame Gallertmatrix eingebettet und so der Aufbau von neuem Grundgewebe eingeleitet. Nach der Verdichtung des neu entstandenen Grundgewebes kam es an vielen Stellen nochmals zu einer verstärkten Gallertausscheidung, die zur Bildung glatter Gallertkuppen führte (Kap. II. 4.2, **Abb. 10k**). Die Ausbildung derartiger Gallertkuppen ist für Wachstums- und Differenzierungsprozesse verschiedener Flechten beschrieben worden. (Ahmadjian & Jacobs 1981, Schuster 1985, Ott 1987b, Galun 1988, Honegger 1990). In ihrem Schutz können neue Gewebeauswüchse entwickelt

werden (**Abb. 10m**). Schuster (1985) beobachtete ähnliche Entwicklungsstadien in Freilandkulturen mit Flechtenbruchstücken von *Usnea filipendula*. Da er in seinen Kulturversuchen diese Entwicklungsstadien nur selten fand, schloss er daraus, dass das Grundgewebe nur kurze Zeit für die Gallertausscheidung benötigte. In den von mir durchgeführten Kulturversuchen fanden sich die oben beschriebenen Stadien auf nahezu jeder Kulturprobe. Diese Beobachtungen grenzen sich damit deutlich von den von Schuster (1985) beschriebenen Gegebenheiten ab. In Anlehnung an seine Schlussfolgerung können die hier gemachten Beobachtungen dahingehend interpretiert werden, dass das Grundgewebe von *P. nigrum* längere Zeit für die Gallertauscheidung benötigt und daher die Gallertkuppen über einen längeren Zeitraum erkennbar sind. Der Entwicklungsprozess, der zum Aufbau des Grundgewebes führt, scheint daher artspezifisch zu divergieren. Im Hinblick auf die von *P. nigrum* bekannte und nun schon mehrfach gezeigte hohe Flexibilität und Plastizität der Symbioseorganisation scheint dieser Sachverhalt wenig wahrscheinlich. Warum sollte gerade die Ausbildung von undifferenziertem Grundgewebe bei einer Flechte wie *P. nigrum*, die sich bisher durch besondere Dynamik auszeichnete, einen solchen Zeitaufwand erfordern? Gerade die lockere und noch sehr ursprüngliche Thallusorganisation ermöglicht der Krustenflechte einen ständigen Auf- und Umbau und damit Zuwachs des Gewebes. Die in der Vielzahl erkennbaren Gallertkuppen und Neubildungen zeigen vielmehr, dass sich die Flechte in den Kulturversuchen auf Gotland in einem kontinuierlichen Weiterentwicklungs- und Wachstumsprozess befindet und damit ideal an die Kulturbedingungen angepasst hat.

#### **II. 5.2.2.2 Wachstumsprozesse von *Placynthium nigrum* im Neandertal**

*P. nigrum* zeigt in den Kulturversuchen im Neandertal prinzipiell die gleichen Wachstumsvorgänge wie am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland. Die Anpassung der Flechte an die in diesem Untersuchungsgebiet herrschenden Bedingungen hat weder Einfluss auf das allgemeine Wachstumspotential noch auf die sich vollziehende Wachstumsstrategie genommen, obwohl die klimatischen Bedingungen beider Untersuchungsgebiete stark voneinander abweichen. Damit wird erneut die hohe Plastizität und Flexibilität dieser Krustenflechte mit ihrem außerordentlichen Anpassungspotential an verschiedene Standortbedingungen deutlich. Darüber hinaus scheinen die im Neandertal herrschenden Bedingungen für die Entwicklung von *P. nigrum* besonders günstig zu sein. Die ersten undifferenzierten Wachstumsprozesse setzen hier bereits nach zwei Wochen Kulturdauer ein. Sie sind durch das intensive Auswachsen der Pilzhyphen aus dem Thallusverband geprägt sowie durch die beginnende Tendenz der Blaualgenfäden *Dichotrix orsiniana*, sich aus der Thallusorganisation zu lösen, und durch das Einsetzen der Gallertproduktion (Kap. II. 4.5). Da die ersten Kulturproben von Gotland aus logistischen Gründen erst nach sechs Monaten eingesammelt und ausgewertet worden sind, kann man über den Zeitpunkt der einsetzenden Wachstumsprozesse auf der Karstalvar keine absolute Aussage treffen. Es kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob auch am natürlichen Standort die ersten Wachstumstendenzen bereits nach zwei Wochen eingesetzt haben. Vergleicht

man den allgemeinen Entwicklungsstand der Kulturproben von Gotland und vom Neandertal nach sechs Monaten, lässt sich allerdings ein erster tendenzieller Entwicklungsvorsprung für die im Neandertal differenzierten Kulturen erkennen, der nach einer Kulturzeit von einem Jahr nochmals deutlicher wird. Der Entwicklungsvorsprung zeigt sich besonders in einer verstärkten Neuansiedlung von *P. nigrum* auf dem zuvor noch unbesiedelten Kalkgestein. Dieser Aspekt wird aber an anderer Stelle (Kap. II. 5.2.2.3) näher diskutiert. Demnach scheinen die im Neandertal herrschenden Standortbedingungen für die allgemeinen Wachstumsprozesse von *P. nigrum* sogar günstiger zu sein als die Bedingungen am natürlichen Standort auf Gotland. Eine Diskussion über die Details der unterschiedlichen Standortfaktoren soll am Ende des Kapitels II. 5.3 erfolgen.

### **II. 5.2.2.3 Wachstumsprozesse von *Placynthium nigrum* in der Klimakammer im Labor**

Die artifiziiellen Bedingungen in der Klimakammer unterscheiden sich von den Kulturbedingungen auf Gotland und im Neandertal. Mit den hier durchgeführten Kulturen konnte der Grad der Plastizität und das Adaptionpotential von *P. nigrum* auf eine besondere Weise ausgetestet werden. *P. nigrum* zeigte auch unter den Laborbedingungen alle Wachstumsprozesse, wie sie zuvor für die Kulturversuche im Freiland beschrieben worden sind.

Während der Adaptionsprozess von *P. nigrum* an die im Labor herrschenden Kulturbedingungen keine Auswirkungen auf die allgemeinen Wachstumsstrategien genommen hat, wurden Auswirkungen auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmter Differenzierungsvorgänge dennoch deutlich. Ein Vergleich der Kulturexperimente zeigte eine prinzipielle Entwicklungsverzögerung unter den artifiziiellen Laborbedingungen gegenüber den Freilandexperimenten. Wenn auch die ersten undifferenzierten Entwicklungsvorgänge, charakterisiert durch das Auswachsen der einzelnen Bionten wie auch die einsetzende Gallertproduktion, parallel zum Neandertal bereits in den ersten zwei bis sechs Wochen einsetzten, zeigte sich eine erste tendenzielle Verzögerung der nachfolgenden Entwicklungsschritte nach etwa 10 Wochen, indem die Bildung neuer Gewebeauswüchse zunächst unterblieb (Kap. II.4.5). Scheinbar reagierte *P. nigrum* nicht unmittelbar auf die veränderten Kulturbedingungen im Labor, da die ersten Entwicklungsprozesse zeitgleich mit denen im Freiland einsetzten. Der Anpassungsprozess erscheint als eine mehrstufige Kaskade aus Erkennung veränderter Anforderungen und anschließenden Reaktionen. Erst nach einer Kulturzeit von 10 Wochen ist eine offensichtliche Reaktion von *P. nigrum* auf die veränderten Anforderungen erfolgt. Wie lange eine Flechte benötigt, um veränderte Bedingungen zu erkennen und auf diese reagieren zu können, hängt wiederum von ihrer Plastizität und Empfindlichkeit gegenüber entsprechenden Faktoren ab. Es ist bekannt, dass Flechten gerade bezüglich des Mikroklimas und der Umweltbedingungen unterschiedliche Ansprüche haben (Canters et al 1991; Jahns & Fritzler 1982; Kershaw & Larson 1974; Lange 1969; Ott 1987a; Ott & Scheidegger 1992) und auch auf

Veränderungen dieser Faktoren unterschiedlich sensibel reagieren (Lange 1953; Schuster 1985; Jahns & Ott 1983; Ott 1987a & 1989). So gibt es Flechtenarten wie z.B. die Makroflechte *Lobaria pulmonaria*, die als sehr empfindlich einzustufen ist, da sie hochsensibel auf veränderte Umweltbedingungen reagiert. *L. pulmonaria* kann im Vergleich zu anderen Flechten nur in einem relativ eng begrenzten ökologischen Fenster leben mit hohen Anforderungen an das Substrat, das Mikroklima, die Luftqualität und die Vegetation (Wirth 1968, Nash 1976). Auch alle Arten der Gattung *Usnea* gelten als besonders empfindlich gegen Klimaänderungen und Immissionen (Wirth 1980). Die Kulturversuche haben gezeigt, dass *P. nigrum* gegenüber veränderten klimatischen Bedingungen eine außerordentlich hohe Toleranz und ein ausgeprägtes Adaptionspotential aufweist und diesbezüglich als relativ unempfindlich eingestuft werden muss.

Dennoch scheinen die im Labor herrschenden Kulturbedingungen insgesamt für *P. nigrum* ungünstiger zu sein als im Freiland. Bereits in früheren Untersuchungen wurde der Zusammenhang zwischen suboptimalen klimatischen Faktoren und deren Einfluss auf die Wachstumsgeschwindigkeit der Flechten festgestellt. So beschrieb beispielsweise Butin (1954) für die Blattflechte *Peltigera praetextata* eine von klimatischen Verhältnissen abhängige Wachstumsgeschwindigkeit. Die Wachstumswerte schwankten bei dieser Flechte je nach Klimabedingungen zwischen 0,2 und 4mm Gewebezunahme pro Jahr. Diese Untersuchungen verdeutlichten, dass neben anderen Faktoren (wie z.B. Alter der Flechte) besonders auch klimatische Unterschiede die für das Wachstum direkt verantwortlichen physiologischen Vorgänge bei einer Flechte beeinflussen. Ungünstige Standortbedingungen können die physiologische Aktivität einer Flechte herabsetzen und ein vermindertes Wachstum zur Folge haben. Damit ist es sehr wahrscheinlich, dass die geringere Gewebeneubildung bei *P. nigrum* auf eine verminderte physiologische Aktivität der Flechte verursacht durch ungünstigere Bedingungen im Labor zurückzuführen ist.

Beurteilt man die Kulturversuche im Hinblick auf die für *P. nigrum* typischen allgemeinen Wachstumsprozesse spiegelt sich dennoch auch hier die hohe Plastizität und Flexibilität mit erfolgreicher Adaption der Flechte wider. In allen Kulturexperimenten sind unabhängig davon, ob sie im Freiland oder im Labor angesetzt wurden, identische Wachstumsvorgänge beobachtet worden. Auswirkungen des Adaptionsprozesses auf die prinzipielle Wachstumsstrategie waren nicht zu verzeichnen. Vielmehr zeigten die Kulturversuche im Neandertal, dass die dort herrschenden Bedingungen für den allgemeinen Entwicklungsprozess von *P. nigrum* günstiger sind als die Standortbedingungen des natürlichen Habitats der Karstalvar auf Gotland. Dagegen konnten im Labor deutliche Entwicklungsverzögerungen verzeichnet werden, die verdeutlichten, dass die hier herrschenden Bedingungen für die allgemeinen Wachstumsprozesse von *P. nigrum* weniger gut geeignet waren.

### **II. 5.2.3 Ansiedlungsprozesse von *Placynthium nigrum***

Neben der Regenerationsfähigkeit zur Wiederherstellung verletzter Thallusstrukturen und den Wachstumsprozessen, die zum allgemeinen Zuwachs der Flechte führten,

konnten in allen Kulturversuchen Neuansiedlungen der Krustenflechte *P. nigrum* auf dem zuvor unbesiedeltem Kalkgestein beobachtet werden. Auch unter geeigneten mikroklimatischen Bedingungen müssen die Flechten bei der Erstbesiedlung eines Substrates bestimmte Aufgaben bewältigen, um sich zunächst ansiedeln zu können und schließlich den Standort weiter behaupten zu können. Treten extremere Klimafaktoren hinzu, müssen spezielle Adaptionen entwickelt werden wie z. B. spezialisierte Wuchsformen oder Anpassungen in der Anatomie.

Durch die für diese Kulturexperimente entwickelte Methodik der Kulturpräparation konnte im Vorfeld sichergestellt werden, dass das als Substrat eingesetzte Kalkgestein zu Beginn der Kulturperiode frei von jeglichen Ansiedlungsstadien war (Kap. II. 2). *P. nigrum* ist auch unter den Kulturbedingungen in der Lage die Gesteinsoberfläche direkt zu besiedeln, unabhängig davon, ob die Versuche auf Gotland, im Neandertal oder im Labor durchgeführt worden sind. Auch wenn sich *P. nigrum* an die jeweiligen Kulturbedingungen adaptieren konnte, zeigte sich in Abhängigkeit von der jeweiligen Kulturbedingungen eine mehr oder weniger massive Neuansiedlung der Gesteinsoberfläche.

#### **II. 5.2.3.1 Ansiedlungsprozesse von *Placynthium nigrum* am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland**

Am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland zeigten sich innerhalb der ersten sechs Versuchsmonate erste Ansiedlungsstadien auf dem zuvor unbesiedelten Kalkgestein. Eine Aussage über das genaue Einsetzen der ersten Ansiedlungsvorgänge kann nicht gemacht werden, da aus logistischen Gründen zu einem früheren Zeitpunkt keine Kulturproben eingesammelt und ausgewertet werden konnten.

Primäre Besiedlungsprozesse sind nicht nur von den klimatischen Bedingungen des Standortes abhängig, auch der Einfluss des Substrats ist seit langem bekannt (Steiner 1965, Müller 1981, Schuster 1985, Ott 1987b). Viele Faktoren, die diesbezüglich an anderer Stelle bereits ausführlich diskutiert worden sind wie z.B. die Substratchemie [z.B. der pH-Wert] (Gauslaa 1985, Gilbert 1986, Farmer et al 1991), waren für die in dieser Arbeit durchgeführten Kulturversuche ohne Bedeutung, da für alle Kulturansätze das gleiche silurische Kalkgestein vom natürlichen Standort verwendet worden ist. Hier konnte herausgearbeitet werden, dass die Oberflächenstruktur des Gesteins einen maßgeblichen Einfluss auf den Ansiedlungsprozess genommen hat. Diese Beobachtung korreliert mit den Ergebnissen verschiedener Autoren. So beschrieb bereits Müller (1981) die Bedeutung angerauter und rissiger Baumborken für die Ansiedlung epiphytischer Flechten. Auch Schuster (1985) konnte in seinen Kulturversuchen eine bevorzugte Ansiedlung und Entwicklung der Flechten in Rissen und Spalten des Substrates beobachten. Seine Ergebnisse wurden nochmals durch die Untersuchungen von Ott (1987b) bestätigt. Die raue Oberflächenbeschaffenheit bot einerseits eine bessere Anheftungsmöglichkeit der sich entwickelnden Diasporen, andererseits konnten sich im Schutz der Risse und Spalten vermehrt Diasporen ansammeln, die sich dann wiederum weiterdifferenzierten. Wenn auch die zitierten Autoren mit Baumrinde als Substrat gearbeitet haben, zeigten sich ähnliche Beding-

ungen für die hier auf Gestein durchgeführten Kulturversuche. Die Oberflächenstruktur des gotländischen Kalkgesteins kann sehr unterschiedlich sein. Teilweise ist sie durch kleinste Risse, Fissuren und Löcher von poröser Struktur, ebenso kann sie von relativ glatter Beschaffenheit sein. So konnten tendenziell je nach Oberflächenbeschaffenheit Unterschiede in der Art der Neuansiedlung beobachtet werden.

Ansiedlung auf poröser Gesteinsoberfläche:

Auf der eher porösen und rissigen Gesteinsoberfläche sammelten sich zunächst vermehrt kleinste undifferenzierte organische Partikel an (Kap. I. 4.2.1), die sich scheinbar aus den größeren Thallusareolen von *P. nigrum* herausgelöst haben, ebenso aber auch aus der Umgebung angeweht werden konnten. So konnte man verschiedene Algen neben einzelnen Fäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana*, ebenso Pilzhyphen und kleinste Gewebekonglomerate auf dem Substrat erkennen. Risse und Spalten der Gesteinsoberfläche boten hier einen primären mechanischen Schutz und konnten vermeiden, dass kleinste organischen Partikel größtenteils durch Wind oder Regen abgetragen wurden, bevor eine primäre Fixierung an das Substrat erfolgte (Schuster 1985, Ott 1987b). Durch die intensive Gallertausscheidung wurde ein homogener Gallertteppich gebildet, der das angesammelte Material einbettete und gleichzeitig an das Substrat befestigte. Es wird diskutiert, dass einsetzende Gallertproduktion ein Hinweis auf eine erfolgreiche Erkennungsreaktion zwischen zwei Partnern ist und die erfolgreiche Relichenisierung anzeigt (Ahmadjian & Jacobs 1983, Galun 1988). Da sich auf der Gesteinsoberfläche eine massive Ansammlung isolierter Bionten befand (s.o.), kann eine erfolgreiche Relichenisierung zwischen entsprechenden Partnern als wahrscheinlich gelten. Die mehrfach beschriebene lockere Assoziation der einzelnen Bionten in der Thallusorganisation von *P. nigrum* und die von *P. nigrum* im Freiland verfolgte besondere Wachstumsstrategie unterstützen die These der erfolgreichen Relichenisierung auf der Gesteinsoberfläche. Die aus der Thallusorganisation ausgebrochenen Algenfäden des Photobionten gelangen teilweise auf die Gesteinsoberfläche. Die Pilzhyphen folgen den herauswachsenden Algenfäden, können diese umwachsen und so erneut in den Thallus integrieren (Ott et al. 1997b). Das Umwachsen der Algenfäden durch die Pilzhyphen und ihre erneute Integration in die Thallusorganisation können als Relichenisierungsprozess postuliert werden. Ebenso konnte beobachtet werden, wie Hormogonien des Photobionten *D. orsiniana* auf dem Prothallus von *P. nigrum* von Pilzhyphen umschlungen und lichenisiert werden (Geitler 1934, Ott et al. 1997b).

Die Gallertproduktion ist nicht nur ein Hinweis auf das Einsetzen allgemeiner Differenzierungsvorgänge (Schuster 1985, Ott 1987b). Sie bietet zunächst den isolierten Algen und Pilzhyphen auf der Gesteinsoberfläche den notwendigen Schutz vor zu hoher Einstrahlung (Rogers 1977, Schuster 1985, Ott 1987b), ebenso kann sie aufquellen und in kurzer Zeit viel Wasser aufnehmen und zur Verfügung stellen (Rundel 1988). Der natürliche Standort der xerophilen Flechtengesellschaft auf Gotland ist unter anderem durch ein extremes Strahlungsklima und periodische Trockenheit gekennzeichnet (Ott et

al. 1997b). Daher muss besonders für die primären Ansiedlungsstadien ein ausreichender Schutz vor zu hoher Lichteinstrahlung gegeben sein und ebenso eine ausreichende Wasserversorgung gewährleistet werden. Sowohl die Gallerte als auch die Fissuren und Spalten des Mikroreliefs der Gesteinsoberfläche können ihren Beitrag dazu leisten. Neben dem bereits angesprochenen mechanischen Schutz vor Abtragen durch Wind oder Regen kann das Mikrorelief sich ebenso im Bereich des „Nanoklimas“ positiv auf den Feuchtigkeitsfaktor und damit auf die weitere Entwicklung des undifferenzierten Gewebes auswirken. Es ist denkbar, dass die geschützte Umgebung der Risse und Spalten Faktoren wie Feuchtigkeit und Temperatur beeinflussen und damit Mikro-Feuchtigkeitsstellen entstehen, besonders wenn eine gallertisierte organische Schicht sich über diese Fissuren legt und diese wie ein Deckel verschließt. Geschützt durch die Gallerte und bedingt durch ihren Feuchtigkeitsgehalt setzen in der Folge Wachstumsprozesse ein, so dass aus dem undifferenzierten organischen Material neues Grundgewebe aufgebaut werden kann.

#### Ansiedlung auf glatter Gesteinsoberfläche:

Der Ansiedlungsprozess auf der eher glatten Gesteinsoberfläche stellte sich anders dar als der zuvor beschriebene Ansiedlungsvorgang auf einer durch Risse und Spalten mehr aufgerauten Oberfläche. Der erste Schritt zur erfolgreichen Ansiedlung muss stets die wind- und regenfeste Anheftung an das zur Verfügung stehende Substrat sein. Auf der glatten Oberfläche fehlten Fissuren oder Risse, die entsprechenden Gewebepartikeln den notwendigen primären Halt geben konnten (vgl. oben), bis schließlich durch einsetzende Gallertproduktion die stabilere Fixierung an die Substratoberfläche erfolgen konnte. So wurden auf glatter Oberfläche sowohl größere (100-150µm) als auch kleinere formlose Gewebepartikel primär durch die Ausbildung von Hafthyphen an die Gesteinsoberfläche fixiert. Pilzhyphen wuchsen aus dem Randbereich der auf dem Substrat aufliegenden Gewebefläche heraus (**Abb. 11f**). Sie verlängerten sich eng auf der Gesteinsoberfläche aufliegend und konnten durch Gallertauscheidung zusätzlich an das Substrat befestigt werden (**Abb. 11g**). Die auswachsenden Pilzhyphen, die sich kontinuierlich entlang der Gesteinsoberfläche ausbreiten und so einen dichten saumartigen Rand bilden, erinnern an das natürliche Erscheinungsbild der Krustenflechte am natürlichen Standort mit der Strukturierung in einen Pro- und Hauptthallus. Der Hauptthallus von *P. nigrum* ist in der Regel saumartig von einem horizontalen einschichtigen Prothallus (Hypothallus) umgeben (Ott et al. 1997b). Die vertikale Ausbreitung von *P. nigrum* wird unter anderem durch das sich schnell ausbreitende Hyphengeflecht des Prothallus, das auch in Senken hinein- und auf Erhebungen hinaufwächst, gewährleistet.

Der erste Schritt zur Neuansiedlung der Soredien von *Hypogymnia physodes* auf Baumrinde als Substrat entspricht den hier gemachten Beobachtungen und wurde von Schuster (1985) in seinen Kulturexperimenten als Spinnenstadium beschrieben. Auch er konnte in Abhängigkeit der Oberflächenbeschaffenheit verschiedene Ansiedlungsstrategien bei den ausgesäten Soredien unterscheiden. Während sich in seinen Kulturexperimenten bei den ausgesäten Soredien auf der eher grob strukturierten Oberfläche das

oben zitierte Spinnenstadium als erster Schritt zur Neuansiedlung ausdifferenzierte, konnte er bei der Ansiedlung der Soredien in Spalten erkennen, dass die Hyphen in alle Richtungen auswachsen und in der Tiefe ein dreidimensionales Netz aufbauten. Er schloss daraus, dass spezifische Reize wie beispielsweise unterschiedliche Lichtverhältnisse für das andersartige Auswachsen der Hyphen verantwortlich waren.

Ansiedlung kleinster Gewebepartikel:

Bei der Präparation der Kulturexperimente wurden sowohl bis zu 1mm große Thallusareolen von *P. nigrum* verwendet als auch fein zerriebene Thallusbrösel. Die Auswertung der Kulturproben hat eindeutig gezeigt, dass sich die größeren Thallusareolen in der Regel nicht direkt auf der Gesteinsoberfläche ansiedelten. Eine erfolgreiche Ansiedlung erfolgte nur durch kleinste Thallusbrösel, oder wie oben beschrieben, durch einzelne Bionten, die schließlich eingebettet in Gallerte relichenisierten und neues Grundgewebe aufbauten (Kap. II. 4.2.1).

Die Fissuren und Risse des Mikroreliefs auf dem gotländischen Kalkgestein konnten scheinbar den großen Thallusareolen keinen Halt geben, so dass hier kein vorübergehender Schutz vor direkter Abtragung durch Wind und Regen gegeben war. Es liegt nahe, dass sich die Fixierung großer Thallusareolen an das Substrat schwieriger gestaltet als die primäre Befestigung kleinster Partikel, die alleine durch die massive Gallertausscheidung mit der Gesteinsoberfläche kompakt verklebten und bereits so ausreichend fixiert werden konnten. Somit wurden in der Regel die großen Thallusareolen von der Gesteinsoberfläche verweht, bevor sie durch stärkere Gallertproduktion oder Ausbildung von Hafthyphen an dieser Substratoberfläche ausreichend befestigt werden konnten. Auch wenn sich die Thallusareolen selbst nicht auf dem Gestein ansiedeln, können sich aus ihnen kleinste Gewebepartikel heraus lösen, die schließlich zu einer erfolgreichen Neuansiedlung führten. Der ausgetrocknete Thallus von *P. nigrum* ist besonders brüchig, somit ist das Herauslösen kleinster Gewebebrösel durch mechanische Einwirkungen nahe liegend. Im Gelände könnte das Abbrechen kleinster Fragmente vom ausgetrockneten Thallus durch Gesteinsverschiebungen oder Tiere verursacht werden.

Vegetative Verbreitungseinheiten wie Soredien oder Isidien werden von der Krustenflechte nicht ausgebildet. Mit den kleinsten Gewebebröseln ist allerdings eine ähnliche vegetative Verbreitungsform gegeben. Zusätzlich können auf der Gesteinsoberfläche aus degenerierten Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* Hormogonien freigesetzt werden (**Abb. 12a**), die sich durch Regen, Wind und auch durch eigenständige Bewegung verbreiten (Whitton 1987). Treffen sie auf einzelne auswachsende Hyphen oder auf den Prothallus von *P. nigrum*, können beide Bionten relichenisieren.

In wenigen Ausnahmen haben sich auch größere Thallusareolen (>300µm) von *P. nigrum* auf der Gesteinsoberfläche ansiedeln können. Durch die Befestigung der Steine auf den Kulturträgern ist oftmals ein Millimeter hoher Silikonrand entstanden. Er bot größeren Gewebeansammlungen ausreichend lange primären Schutz und Halt, bis eine

Fixierung an die Gesteinsoberfläche erfolgen konnte und damit eine direkte Ansiedlung auf der Gesteinsoberfläche trotz der Gewebegröße möglich war.

*P. nigrum* zeigt in den Kulturversuchen, dass eine direkte Ansiedlung auf zuvor unbesiedeltem Kalkgestein möglich ist. Es sei nochmals darauf hingewiesen, dass die eingesetzten Steine frei von jeglichen Besiedlungsstadien waren. Besonders die instabile Assoziation der Bionten in der Thallusorganisation von *P. nigrum* scheint für das besondere Ansiedlungspotential und für die spezielle Verbreitung der Flechte von großem Vorteil zu sein.

#### **II. 5.2.3.2 Ansiedlungsprozesse von *Placynthium nigrum* im Neandertal**

Verglich man den Kulturverlauf auf der Karstalvar (Gotland) mit dem im Neandertal, zeigten sich hinsichtlich der prinzipiellen Ansiedlungsstrategien keine Unterschiede (Kap. II. 4.3). Auch unter den Kulturbedingungen im Neandertal hat die Ansiedlung von *P. nigrum* erfolgreich stattgefunden. Starke Gallertausscheidung sowie das Auswachsen von Verankerungshyphen dienten auch hier der Befestigung und ermöglichten eine erfolgreiche Besiedlung der Gesteinsoberfläche.

Beurteilt man aber das allgemeine Ansiedlungspotential von *P. nigrum*, so zeigten die Kulturproben aus dem Neandertal einen deutlichen Entwicklungsvorsprung, dessen erste Tendenz sich bereits nach sechs Kulturmonaten andeutete. Die hier neu angesiedelten Gewebekonglomerate waren zu diesem Zeitpunkt bereits wesentlich größer (>100µm) als jene auf Gotland, darüber hinaus war die Gesteinsoberfläche insgesamt wesentlich massiver von gallertisierten Hyphennetzen überzogen. Der Entwicklungsvorsprung nimmt mit fortschreitender Kulturdauer deutlich zu. Am Ende der Versuchszeit zeigen die Kulturproben im Neandertal eine deutlich massivere Neubesiedlung der Gesteinsoberfläche als die Proben auf Gotland (Kap. II. 4.3). Damit scheinen die Kulturbedingungen im Neandertal für die Erstansiedlung von *P. nigrum* auf Gestein günstiger zu sein als am natürlichen Standort der Flechte. Zusätzlich führen die im Neandertal herrschenden klimatischen Bedingungen im Verlauf der Kulturzeit zu einem Prozess der Primärbesiedlung durch Populationen von Mikroorganismen, Algen und organischen Partikeln, der in dieser Intensität am natürlichen Standort nicht zu beobachten ist. So werden große Teile der Gesteinsoberfläche mit einem Biofilm überzogen. Die Bedeutung derartiger Biokrusten für die Sekundärbesiedlung durch makroskopisch sichtbare Organismen ist bekannt (Smith, 1990, Lange et al. 1992, Eldridge & Green 1994, Lange et al. 1997, Evans et al. 1999). Verschiedene Autoren (Smith, 1990, Eldridge & Green 1994, Lange et al. 1997) beschreiben ihre Funktion im Zusammenhang mit der Stabilisierung des Substrates durch die Absonderung organischer und anorganischer Stoffe. Besonders die von filamentösen Strukturen abgesonderten Schleim- und Gallertsubstanzen binden Bodensubstrate. Durch ihre Funktion bei der Substratstabilisierung und der Feuchtigkeitsspeicherung übernehmen diese Krusten in verschiedenartiger Zusammensetzung eine bedeutende Rolle in den Ökosystemen (Lange et al. 1997). Der Faktor der Substratstabilisierung hat für die

Ansiedlungsprozesse von *P. nigrum* in den hier durchgeführten Kulturversuchen auf Gestein eine andere Bedeutung als für die Erstbesiedlung von Bodensubstrat. Wenn auch das Substrat selbst nicht stabilisiert werden muss, tragen dennoch Gallert- und Schleimabsonderung zur Fixierung kleinster Gewebebrösel von *P. nigrum* auf der Gesteinsoberfläche bei und unterstützen so die erfolgreiche Ansiedlung. Der besondere Vorteil aber für die Ansiedlungsprozesse hier im Neandertal scheint auf einer eher physiologischen Ebene zu liegen. Biotische Krusten sind weltweit in ariden und semi-ariden Landschaften der Erde verbreitet. Derartige Organismengemeinschaften überziehen das Substrat häufig als kompakte Schicht und bilden eine geschlossene fotosynthetisch aktive Bioschicht (Lange et al. 1992). So kann die fotosynthetische Rate von mikrobiotischen Krusten 50% von jener erreichen, die für höhere Pflanzen beobachtet worden ist (Evans & Johannsen 1999), da ein großer Teil der enthaltenen Organismen fotosynthetisch aktiv sind. Zusätzlich kann die Stickstofffixierung innerhalb der Biokruste eine bedeutende Quelle der Nährstoffbereitstellung für allgemeine Wachstumsprozesse sein (Evans & Johannsen 1999). Es ist anzunehmen, dass die Krustenflechte *P. nigrum* die durch Fotosynthese und Stickstofffixierung bereitgestellten Produkte der Biokrusten nutzen kann und damit allgemeine Wachstums- und Entwicklungsprozesse gefördert werden, die einerseits den primären Ansiedlungsvorgang der Flechte unterstützen, andererseits die allgemeinen Wachstumsvorgänge fördern und so den Entwicklungsvorsprung im Neandertal ermöglicht. Neben der Nährstoff- und Energiebereitstellung bietet ein organischer Biofilm noch einen weiteren Vorteil bei der Erstbesiedlung der Gesteinsoberfläche. Auch wenn *P. nigrum* prinzipiell das Potential besitzt eine kahle Gesteinsoberfläche als Pionier direkt zu besiedeln (Ott et al. 1997b), ist die Ansiedlung auf einem bereits vorhandenen organischen Biofilm auch für diese Krustenflechte erleichtert im Vergleich zur Erstansiedlung auf der kahlen Gesteinsoberfläche, da die gallertisierte Oberfläche des Biofilms für die auswachsenden Hyphen von *P. nigrum* einen besseren Halt bietet als eine kahle Gesteinsoberfläche.

*P. nigrum* konnte sich an die Kulturbedingungen im stadtnahen Untersuchungsgebiet des Neandertals voll adaptieren. Trotz der vom natürlichen Standort abweichenden klimatischen Bedingungen zeigte die Krustenflechte ein außerordentlich hohes Ansiedlungspotential, die prinzipiellen Standortbedingungen im Neandertal scheinen sogar für die Primäransiedlung von *P. nigrum* günstiger zu sein als am natürlichen Standort. Diese Tendenz zeigte sich bereits für die allgemeinen Wachstumsprozesse (Kap. II. 5.2.2.2).

### **II. 5.2.3.3 Ansiedlungsprozesse von *Placynthium nigrum* in der Klimakammer im Labor**

Auch unter den artifiziellen Kulturbedingungen im Labor konnte sich die Krustenflechte *P. nigrum* auf der unbesiedelten Gesteinsoberfläche ansiedeln. Trotz ihrer prinzipiellen Adaptionfähigkeit wurden hier hinsichtlich ihres Ansiedlungspotentials Auswirkungen der artifiziellen Kulturbedingungen deutlich (Kap. II. 4.4). Die Proben im Labor entwickelten erste makroskopisch sichtbare Ansiedlungsstadien erst nach einer Kultur-

dauer von acht Monaten, im Gegensatz dazu konnten im Freiland, sowohl auf Gotland als auch im Neandertal, erste Ansiedlungsvorgänge bereits nach sechs Monaten beobachtet werden. Nicht nur das Einsetzen der Ansiedlungsprozesse war verzögert, auch hinsichtlich der Intensität zeichneten sich klare Unterschiede im Labor ab. Am Ende der Kulturzeit hat eine insgesamt deutlich weniger massive Neubesiedlung der Gesteinsoberfläche im Labor stattgefunden als im Freiland, wofür im Wesentlichen zwei Faktoren verantwortlich zu sein scheinen. Einerseits sind die mikroklimatischen Bedingungen im Labor deutlich ungünstiger für die allgemeinen Entwicklungs- und damit auch für die Ansiedlungsprozesse von *P. nigrum*, andererseits spielt möglicherweise das Fehlen von Mikroorganismen und Fremdalgen ebenfalls eine bedeutende Rolle. Während im Freiland Bakterien, Pilze und Algen zur Verfügung stehen und die unbesiedelte Gesteinsoberfläche mit einem Biofilm überziehen, bleibt diese Art der Fremdbesiedlung im Labor aus. Die Bedeutung derartiger Biokrusten für die Wachstums- und Ansiedlungsvorgänge von *P. nigrum* wurden anhand der im Neandertal entwickelten Kulturen detailliert diskutiert (s.o.). Dennoch konnte *P. nigrum* sich trotz der suboptimalen klimatischen Bedingungen im Labor und der fehlenden Energie- und Nährstoffbereitstellung durch organische Biokrusten auf der Gesteinsoberfläche neu ansiedeln. Damit sind erneut die Plastizität und das außerordentlich große Anpassungspotential dieser Flechte an sehr unterschiedliche Standortbedingungen deutlich geworden.

#### Zusammenfassung der Primärversuche:

Die erste Versuchsphase mit den sogenannten Primärversuchen verlief außerordentlich erfolgreich. In allen Kulturexperimenten, unabhängig davon, ob sie im Freiland auf der Karstalvar von Gotland, im stadtnahen Untersuchungsgebiet des Neandertal oder aber unter den artifiziellen Kulturbedingungen im Labor durchgeführt wurden, zeigte die Krustenflechte *Placynthium nigrum* vielfältige Regenerations-, Wachstums- und Ansiedlungsprozesse. Die Merkmale dieser allgemeinen Entwicklungsvorgänge gingen teilweise fließend ineinander über, so fanden sich Aspekte der Wachstumsvorgänge wie beispielsweise die Gallertisierung ebenfalls bei den Regenerationsprozessen oder ließen sich auch bei der Neuansiedlung von *P. nigrum* auf dem zuvor unbesiedeltem Kalkgestein beobachten. *P. nigrum* kann als eine Flechte mit überaus hoher Plastizität und Flexibilität charakterisiert werden. Sie war in der Lage sich an unterschiedlichste Kulturbedingungen zu adaptieren und sich durch verschiedene Differenzierungsvorgänge erfolgreich anzusiedeln. Auch wenn *P. nigrum* ein hohes Adaptionspotential zeigt, konnte eindeutig festgestellt werden, dass je nach Standortfaktoren mehr oder weniger starke Auswirkungen auf die allgemeinen Entwicklungsprozesse zu verzeichnen waren. Die Entwicklung der Kulturen hat gezeigt, dass die klimatischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet des Neandertals sowohl für die allgemeinen Wachstumsvorgänge von *P. nigrum* als auch für die Erstansiedlung dieser Flechte auf Gestein besonders vorteilhaft sind. Sie erscheinen günstiger als die Bedingungen am natürlichen Standort der Karstalvar. Die artifiziellen Kulturbedingungen im Labor sind

eindeutig suboptimal, *P. nigrum* zeigt hier eine eindeutige Entwicklungsverzögerung, wenn auch prinzipiell die gleichen Differenzierungsvorgänge ablaufen konnten.

Die mehrfach angesprochenen klimatischen Unterschiede zwischen Gotland und dem Neandertal wie auch die artifiziellen Bedingungen im Labor nehmen offensichtlich einen starken Einfluss auf die gesamte Entwicklung der Kulturen. Nicht nur der Verlauf der bisher ausführlich diskutierten Primärversuche mit der Krustenflechte *P. nigrum* hinsichtlich allgemeiner Wachstums-, Regenerations- und Ansiedlungsvorgänge wird von den klimatischen Bedingungen stark beeinflusst. Auch die Versuche zur Ausbildung der interspezifischen Interaktionen zwischen den verschiedenen Flechtenvertretern der xerophilen Flechtengesellschaft zeigten entsprechende Abhängigkeiten. Eine detaillierte Diskussion der klimatischen Standortbedingungen soll daher am Ende des gesamten Kapitels erfolgen (Kap. II. 5.3).

## **II. 5.3 Interaktionsversuche – die Ausbildung intra- und interspezifischer Interaktionsmuster innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft unter Kulturbedingungen**

In der ersten Versuchsphase der Primärversuche konnte sich *Placynthium nigrum* nicht nur erfolgreich auf dem zuvor unbesiedelten Kalkgestein ansiedeln, vielmehr zeigte die Blaualgenflechte weitere vielfältige Entwicklungsprozesse wie Wachstums – und Regenerationsvorgänge (II. 4.2). Aufgrund ihrer Plastizität und Flexibilität besitzt die Krustenflechte ein außerordentlich hohes Adaptionspotential an unterschiedliche Kulturbedingungen, so dass mit ihrer erfolgreichen Etablierung die Voraussetzung zur Entstehung des komplexen Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft gegeben ist.

Mit dem erfolgreichen Verlauf der zweiten Experimentierphase konnten nun mittels der Interaktionsversuche die Entstehung der komplexen intra – und interspezifischen Interaktionen zwischen den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft analysiert werden. Durch die Auswahl der unterschiedlichen Kulturbedingungen ist darüber hinaus sowohl das Potential als auch die Dynamik jedes einzelnen Flechtenvertreters und schließlich der gesamten Flechtengemeinschaft erarbeitet worden. Bevor die Dynamik und Entstehung des Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft detailliert diskutiert wird, soll zunächst auf die Adaptionfähigkeit der einzelnen Flechtenvertreter eingegangen werden.

### **II. 5.3.1 Adaptionprozesse der einzelnen Flechtenvertreter an unterschiedliche Kulturbedingungen**

Neben der Krustenflechte *Placynthium nigrum* wurden die beiden Blaualgenflechten *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea* wie auch die Grünalgenflechte *Lecidea lurida* für die Interaktionsversuche verwendet (Kap. II. 2.1). Zunächst soll dargestellt werden, in welcher Weise sich diese Flechtenvertreter an die Kulturbedingungen adaptieren konnten.

### II. 5.3.1.1 Die Adaption der Blaualgenflechte *Collema cristatum*

Die für die Interaktionsversuche eingesetzten Bruchstücke der Gallertflechte *Collema cristatum* bleiben auf Gotland, im Neandertal wie auch in den Kulturversuchen im Labor vital und zeigen weitere aktive Wachstumsprozesse.

#### *Collema cristatum* auf Gotland:

Besonders in den Kulturexperimenten auf der Karstalvar von Gotland, dem natürlichen Standort der xerophilen Flechtengemeinschaft, behalten die Bruchstücke von *C. cristatum* nicht nur ihre Vitalität, sondern zeigen darüber hinaus auch noch intensive Wachstumsaktivität. So zeigt die intensive Farbreaktion des Protoplasten der Zellen in den anatomischen Schnittpräparaten von *C. cristatum* deutlich die vorhandene intensive Wachstumsaktivität, obwohl davon ausgegangen werden muss, dass die einzelnen Fragmente durch die Präparation für die Kulturversuche stark beschädigt worden sind. Einerseits können einzelne Fragmente miteinander verschmelzen (Kap. II. 4.2.2, **Abb. 14e**), andererseits können mehrfach neu gebildete Gewebeauswüchse beobachtet werden, die ebenfalls auf aktive Wachstumsprozesse zurückzuführen sind (Kap. I. 4.2.2, **Abb. 14b**).

Laut Degelius (1954) ist der wichtigste Verbreitungsmechanismus für verschiedene Arten der Gattung *Collema* die Verteilung von abgebrochenen Thallusfragmenten durch Wind und Wasser. Derartige Fragmente dienen der optimalen Verbreitung über kurze Entfernungen, ihre Größe und ihr Gewicht verhindern dagegen die Ausbreitung über lange Distanzen (Kappen 1993). Die für die Kulturversuche präparierten Bruchstücken der Gallertflechte zeigen eindeutig aktive Wachstumsvorgänge und könnten prinzipiell der Verbreitung der Flechte dienen, zumal spezielle vegetative Verbreitungsstrukturen wie Soredien oder Isidien hier nicht gebildet werden. Damit kann die von Degelius (1954) postulierte These bestätigt werden. Auch andere Flechten können auf ähnliche Weise ihren Standort behaupten, ohne einen neuen Thallus ausdifferenzieren zu müssen. Die Krustenflechte *Ochrolechia frigida* nutzt ebenfalls Thallusfragmente zur vegetativen Verbreitung und Besiedlung eines Habitats (Gassmann & Ott 2000), obwohl prinzipiell für diese Flechte auch die Ausbildung von soredienähnlichen Verbreitungseinheiten beschrieben wird, deren Entwicklung aber standortabhängig zu sein scheint. So beobachteten Gassmann und Ott (2000), dass die Differenzierung der vegetativen Verbreitungseinheiten bei *O. frigida* auf dem Hochplateau der Hardangervidda (1200-1400m) im Südwesten von Norwegen unterbleibt. Ein weiteres ähnliches Beispiel bietet die Makroflechte *Lobaria pulmonaria*. Hier können sich Isidien zu kleinen Loben entwickeln, abbrechen und dann als eine Art Thallusfragment direkt auf dem Substrat weiter wachsen (Jahns & Ott 1990). Neben der denkbaren vegetativen Verbreitung durch Thallusbruchstücke liegt es nahe, dass sich die Flechte *C. cristatum* auch sexuell fortpflanzen kann, da sie prinzipiell die Fähigkeit besitzt, Apothecien zu bilden.

Die mechanisch verletzten Fragmente von *C. cristatum* zeigen keine Degenerationsvorgänge. Sie entwickeln auch an ihren verletzten Thallusfragmenten neue Gewebeauswüchse, was als Regeneration gedeutet werden kann und damit eine weitere

Strategie der Standortbehauptung darstellt. Andere Regenerationsmechanismen wie beispielsweise das Verschließen von offenen Oberflächen durch starke Gallertabsonderung wurden bei *C. cristatum* in den Kulturversuchen nicht beobachtet.

Neben der allgemeinen Vitalität und Wachstumsaktivität wird deutlich, wie sich die Bruchstücke von *C. cristatum* mit langen Rhizoidhyphen direkt auf dem Kalkgestein ansiedeln können. Damit zeigen die Fragmente der Gallertflechte unter den Kulturbedingungen ein Ansiedlungspotential, das in dieser Form im Freiland unter den natürlichen Bedingungen nicht zu beobachten ist. Die detaillierten anatomisch-morphologischen Untersuchungen mit dem Material der xerophilen Flechtengesellschaft vom natürlichen Standort haben gezeigt, dass neben den Krustenflechten *Aspicilia calcarea* und *Verrucaria nigrescens*, die aber für die hier durchgeführten Kulturexperimente ohne Bedeutung waren, lediglich noch die Blaualgenflechte *Placynthium nigrum* das Potential besitzt, als Pionier das kahle Gestein direkt zu besiedeln (Ott et al. 1997b). Innerhalb des komplexen Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft, bevorzugt *C. cristatum* am natürlichen Standort zur Besiedlung des Substrats stets eine Art Feinhumus aus organischen Resten und Gesteinsbröckchen oder sie siedelt sich auf anderen Flechten und Moosen an (Ott et al. 1997b). Die für die Kulturversuche eingesetzten Steine waren allerdings frei von jeglichen Biokrusten oder Feinhumusmaterial. Da aber die ersten Kulturproben erst nach sechs Monaten aus dem Freiland eingesammelt werden konnten, ist eine beginnende Primärbesiedlung von Mikroorganismen auf der Gesteinsoberfläche nicht gänzlich auszuschließen. Dennoch kann sicher davon ausgegangen werden, dass nach dieser kurzen Kulturdauer noch keine Feinhumusbildung stattgefunden hat, die der Flechte *C. cristatum* als Boden-substrat dient, Nährstoffe zur Verfügung stellt (II. 5.2.3) und so den Ansiedlungsprozess erleichtert. *C. cristatum* differenziert in den Kulturversuchen auffallend lange Hafthyphen. Diese Hyphen wachsen auch nach der Fixierung der Bruchstücke von *C. cristatum* weiter und breiten sich in Form eines dichten Hyphengeflechts auf der Gesteinsoberfläche aus. Die Ausbildung derartig langer Hafthyphen ist sinnvoll, um sich zunächst auf dem Substrat zu befestigen und so den Standort einzunehmen bzw. zu behaupten. Auch unter natürlichen Bedingungen differenziert die Gallertflechte *C. cristatum* kräftige, wenn auch wesentlich kürzere Befestigungshyphen, die der Verankerung am Substrat dienen (Osenberg 1993). Sie entspringen in der Regel mehrfach an verschiedenen Stellen der Thallusunterseite. Zudem spielt hier die enge Vergesellschaftung mit anderen Arten der xerophilen Flechtengesellschaft, insbesondere mit den Blaualgenflechten *Synalissa symphorea* und *Placynthium nigrum*, eine bedeutende Rolle. Die wesentlich kürzeren Verankerungshyphen von *C. cristatum* werden von den Thalli der beiden Blaualgenflechten umgeben und eingebettet, so erhalten die Fragmente zusätzlichen Halt.

Die Tatsache, dass sich die Bruchstücke primär auf dem Gestein befestigen müssen, erklärt nicht das Phänomen, dass die Hafthyphen auch nach erfolgreicher Fixierung an der Gesteinsoberfläche intensiv weiter wachsen und ein regelrechtes Netzwerk auf der Gesteinsoberfläche bilden. Dies erinnert an die von nicht licheni-

sierten, filamentös wachsenden Pilzen verfolgte Wachstumsstrategie an besonders nährstoffarmen Standorten. Das Wachstumsverhalten dieser Pilze wird direkt von der Nährstoffkonzentration beeinflusst (Deacon 1997, Trinci 1984). So steht in dieser Organismengruppe die Verzweigungsfrequenz in direkter Korrelation mit dem Nährstoffangebot. Die nicht lichenisierten Pilze bilden auf kohlenhydratarmen Substraten wenig verzweigte Mycelien, während auf kohlenhydratreichen Medien stark verzweigte Kolonien ausdifferenziert werden können (Trinci 1984). In der Literatur unterscheidet man in diesem Zusammenhang zwischen der Nährstoff suchenden („nutrient searching“) und Nährstoff erschließenden („nutrient exploiting“) Wachstumsstrategie (Crowford & Rietz 1994, Deacon 1997, Rayner et al. 1994a, b). Für isolierte Flechtenpilze konnten ähnliche Beobachtungen gemacht werden (Etges 2001). Die isolierten Mycobionten der Flechten *Physcia tenella* und *Xanthoria parietina* wurden auf Medien mit organischen Zusätzen von Ribitol bzw. Glucose in abgestufter Konzentration kultiviert. Ohne Verfügbarkeit über derartige organische Substanzen bilden diese Flechtenpilze Mycelien aus sehr feinen, lang gestreckten Hyphen, die sich mit wenigen Verzweigungen radiär ausbreiten. Dieses Wachstumsverhalten ist typisch für Nährstoff suchende Pilze. Die Verzweigungsfrequenz nimmt auch hier mit der Nährstoffkonzentration zu. Schon bei geringer Zufuhr von Kohlenhydraten werden verstärkt Verzweigungen gebildet. Ein Hinweis auf eine Wachstumsstrategie, die dem Erschließen vorhandener Nährstoffe dient. Die Pilzhyphen nehmen innerhalb ihrer Absorptionszone unmittelbar hinter ihren wachsenden Apices die Nährstoffe aus dem Substrat auf (Deacon 1997). Damit wird mit der ansteigenden Anzahl der Verzweigungen und der einhergehenden korrelierenden Zunahme der Apices die potentiell verfügbare Absorptionsfläche vergrößert, so dass vermehrt Nährstoffe aufgenommen werden können. Die lang auswachsenden Rhizoidhyphen von *C. cristatum* zeigen also auf der Gesteinsoberfläche das typische Wachstumsmuster der „nutrient - searching“ - Strategie. Die Mycobiontenhyphen breiten sich hier über das Substrat aus, indem das Mycel wenige Verzweigungen zeigt. Wie schon erwähnt waren die für die Kulturexperimente eingesetzten Steine frei von jeglichen organischen Ansiedlungen. Das organische Nährstoffangebot auf der Gesteinsoberfläche ist damit weitaus geringer als am natürlichen Standort, wo das Kalkgestein durch längere Verwitterung und primäre Besiedlungsprozesse von Mikroorganismen, Algen und Pilzen sowohl Biokrusten als auch Feinhumusansammlungen aufweisen kann. Die Fragmente der Gallertflechte *C. cristatum* müssen also neben der primären Fixierung zur Standortbesiedlung auch ihre Nährstoffaufnahme sichern und entwickeln eine entsprechende Wachstumsstrategie. Unter natürlichen Bedingungen dienen die relativ kurzen auswachsenden Verankerungshyphen von *C. cristatum* lediglich der Befestigung an organischem Material, die Ausbildung Nährstoff suchender Hyphen ist nicht notwendig, da durch die komplexe Vergesellschaftung mit den anderen Blaualgenflechten für ein entsprechendes Nährstoffangebot gesorgt wird (Ott et al. 1997b).

C. cristatum im Neandertal:

Im Neandertal setzen die allgemeinen Differenzierungsprozesse bei *C. cristatum* innerhalb der ersten dreieinhalb Monate Kulturdauer ein. Die Fragmente der Gallertflechte bleiben vital, sie verschmelzen miteinander und das extreme Auswachsen der auffallend langen Rhizoidhyphen ist auch hier zu beobachten. Die ersten Bruchstücke siedeln sich mit ihren langen Verankerungshyphen direkt auf der Gesteinsoberfläche an (Kap. II. 4.3.2). Da aus logistischen Gründen auch im Falle der Interaktionsversuche die ersten Proben auf Gotland erst nach sechs Monaten Kulturzeit eingesammelt werden konnten, kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob die Wachstumsprozesse im Neandertal tatsächlich früher einsetzen als auf der Karstalvar auf Gotland. Man kann lediglich bemerken, dass die Kulturbedingungen im Neandertal für die Gallertflechte *C. cristatum* so günstig sind, dass die prinzipiellen Wachstumsvorgänge schon nach relativ kurzer Kulturzeit einsetzen können.

Damit zeigt auch *C. cristatum* ein ausgeprägtes Adaptionspotential. Sie passt sich an die im Neandertal herrschenden Kulturbedingungen an und entwickelt die gleichen Differenzierungsvorgänge wie in den Kulturversuchen am natürlichen Standort auf Gotland. Die klimatischen Bedingungen des stadtnahen Untersuchungsgebietes wirken sich in keiner Weise negativ auf die Entwicklung der eingesetzten Bruchstücke von *C. cristatum* aus. Die Umweltbedingungen werden am Ende des Kapitels II. 5.3 näher diskutiert. *C. cristatum* besitzt damit eine gewisse Plastizität und Flexibilität, die es ihr ermöglicht sich an unterschiedliche Standorte mit unterschiedlichen klimatischen Bedingungen erfolgreich zu etablieren und weiter zu entwickeln. Wenn auch die Assoziation zwischen den Bionten im Thallus der Gallertflechte *C. cristatum* sicherlich stabiler ist als die überaus lockere Assoziation im Thallus der Krustenflechte *Placynthium nigrum* (Kap. I. 5.2), ist auch bei *C. cristatum* die Thallusstruktur relativ einfach organisiert. Die meisten Arten der Gattung *Collema* haben einen höchst einfach gebauten, unberindeten Thallus (Henssen & Jahns 1974). Die Pilzhyphen und Algenfäden liegen ohne sichtbaren Kontakt nebeneinander, offensichtlich absorbiert der Mycobiont organisches Material, das von der Alge in die Gallerte ausgeschieden wird. *C. cristatum* ist im Jugendalter eine typisch homöomer aufgebaute Gallertflechte, die sich mit zunehmendem Alter in eine licht zugewandte Ober- und in eine licht abgewandte Unterseite differenziert (Schiman 1957). Der homöomere Thallusaufbau der Gattung *Collema* gilt als ursprünglich (Henssen & Jahns 1974) und weniger weit entwickelt als ein heteromer gegliederter Flechtenthallus. Eine weniger stark ausgeprägte Spezialisierung in der Thallusmorphologie bedeutet gleichzeitig, dass eine höhere Plastizität und Flexibilität erhalten bleibt. Damit ist es wahrscheinlich, dass *C. cristatum* aufgrund ihrer einfachen, noch sehr ursprünglichen Thallusorganisation ihre Flexibilität und Plastizität behalten konnte und daher über ein hohes Adaptionspotential an verschiedene Kulturbedingungen verfügt.

C. cristatum im Labor:

Die Adaption von *C. cristatum* an die im Labor herrschenden Bedingungen ist zwar erfolgreich, aber dennoch wirken sich diese auf die aktiven Differenzierungs- und Entwicklungsvorgänge aus. Die Bruchstücke der Flechte zeigen unter den hier herrschenden artifiziellen Bedingungen weniger stark ausgeprägte aktive Wachstumsvorgänge. Die Fragmente von *C. cristatum* bleiben zwar auch im Labor vital, erste Entwicklungsvorgänge setzen aber erst nach einer Kulturdauer von neuneinhalb Monaten ein und werden deutlich, indem einzelne Bruchstücke der Gallertflechte miteinander verschmelzen. Das Auswachsen der überaus langen Rhizoidhyphen unterbleibt im Labor gänzlich. Das Anpassungspotential der Flechte ist offensichtlich eingeschränkt, da sie unter den artifiziellen Bedingungen im Labor nicht die gleichen Differenzierungsvorgänge zeigt wie im Freiland.

Die Anpassung an ungünstige oder sogar extreme klimatische Bedingungen kann bei Flechten nicht nur zu veränderten, spezialisierten Wuchsformen und zur Anpassung in der Anatomie führen, sondern auch Auswirkungen auf ihre physiologische Aktivität und damit auf ihre Wachstumsrate haben (Butin 1954, Kershaw 1985, Kappen et al. 1987, 1991, Lange et al. 1986, 1996, Sonesson et al. 1992, Hahn et al. 1993, Sancho et al. 1997, Gassmann et al. 2000). Die erfolgreiche Adaption von *C. cristatum* an die im Labor herrschenden Bedingungen hat eine geringere Wachstumsaktivität zur Folge. Je aufwändiger die Anpassungsmechanismen für eine Flechte sind, unter ungünstigen Faktoren einen bestimmten Standort erfolgreich behaupten zu können, desto größer kann die negative Einwirkung auf weitere Differenzierungsprozesse sein. So kann beispielsweise die Ausbildung von fertilen Apothecien bei Flechten eingestellt werden, wenn die klimatischen Bedingungen ungünstig sind. Die Makroflechte *Lobaria pulmonaria* bildet nur bei für sie optimalen Umweltbedingungen fertile Apothecien aus (Hallingbäck 1990; Scheidegger 1995). Dieses Phänomen erklären Bowler & Rundel (1975) damit, dass die Differenzierung der Fruktifikationsorgane, insbesondere der sehr proteinreichen Ascosporen, ein sehr energie- und zeitaufwändiger Prozess ist. Die Adaption an ungünstige Bedingungen selbst erfordert aber ebenfalls Energie, die dann dem weiteren Differenzierungsprozess zur Entwicklung der fertilen Apothecien nicht mehr zur Verfügung steht. Das gleiche Phänomen zeigt sich für die beiden Endemiten *Umbilicaria antarctica* und *Usnea antarctica* auf der Südhemisphäre. *Usnea antarctica* kann zwar noch zahlreiche Fruchtkörperprimordien anlegen, die Ausbildung reifer Apothecien aber unterbleibt. Bei *Umbilicaria antarctica* ist es von den klimatischen Bedingungen abhängig, in welchen geographischen Teilen der Antarktis noch reife Apothecien ausgebildet werden können (Ott & Romeike 2003, eingereicht).

Nach einer längeren Kulturdauer von 18 Monaten können sich einzelne Fragmente von *C. cristatum* schließlich auch im Labor auf der Gesteinsoberfläche ansiedeln. Die Ansiedlung erfolgt aber nicht aktiv durch auswachsende Haft- oder Verankerungshyphen, die der Fixierung dienen, sondern lediglich durch die Ausscheidung geringer Mengen an Gallerte und ist dementsprechend sehr instabil. Das prinzipielle Adaptionspotential der Gallertflechte *C. cristatum* hat also ermöglicht, dass die Fragmente auch

im Labor vital bleiben, sich aber nur mit deutlich herabgesetzter Wachstumsaktivität weiter entwickeln können und insgesamt einen geringeren Differenzierungsgrad aufweisen.

Die Ergebnisse der Kulturexperimente auf Gotland, im Neandertal und im Labor verdeutlichen die Flexibilität und Plastizität der Gallertflechte *C. cristatum*. Die homöomer gebaute Blaualgenflechte ist in der Lage sich an unterschiedliche klimatische Bedingungen zu adaptieren, ihre Vitalität zu behalten und darüber hinaus aktive Differenzierungs- und Wachstumsprozesse zu vollziehen. Der für die erfolgreiche Adaption notwendige Aufwand korreliert mit den Entwicklungsvorgängen. Die Kulturbedingungen im Neandertal sind für die Gallertflechte *C. cristatum* besonders günstig. Sie entwickelt hier im stadtnahen Untersuchungsgebiet alle Differenzierungsprozesse wie auch am natürlichen Standort auf Gotland. Die Anpassung an die im Neandertal herrschenden klimatischen Bedingungen hatte keinen Einfluss auf den Ablauf prinzipieller Wachstumsvorgänge. Ein anderes Bild stellte sich in den Kulturversuchen im Labor dar. An die hier herrschenden Kulturbedingungen konnte sich *C. cristatum* insofern adaptieren, als Bruchstücke über einen längeren Zeitraum vital bleiben. Dennoch erweisen sich die artifiziellen Bedingungen im Labor als wesentlich ungünstiger im Vergleich zu denen im Freiland, so dass bestimmte Wachstumsprozesse hier nicht mehr stattfinden (z.B. Auswachsen der Rhizoidhyphen). Das Adaptionspotential der Gallertflechte verhindert zwar die Degeneration der eingesetzten Bruchstücke im Labor, die weiteren Entwicklungsprozesse sind aber stark verzögert und eingeschränkt. Damit konnte einerseits die graduelle Adaptionfähigkeit dieser Flechte deutlich herausgearbeitet, andererseits aber auch die bestehenden Grenzen ihrer Plastizität aufgezeigt werden. Die klimatischen Faktoren, die die Kulturbedingungen auf Gotland und im Neandertal wesentlich günstiger gestalten als im Labor, werden in Kapitel II. 5.4 diskutiert.

#### **II. 5.3.1.2 Die Adaption der Blaualgenflechte *Synalissa symphorea***

Die Blaualgenflechte *S. symphorea* zeigt sich in den Kulturversuchen weniger flexibel als die beiden Blaualgenflechten *Collema cristatum* und *Placynthium nigrum*. Ihre Adaption scheint zunächst weniger erfolgreich, es zeigen sich unter den Kulturbedingungen weniger aktive Wachstums- und Regenerationsprozesse.

##### *Synalissa symphorea* auf Gotland und im Neandertal

Die für die Kulturversuche eingesetzten Bruchstücke von *S. symphorea* zeigen unter den Bedingungen auf Gotland die gleichen Adaptionprozesse wie im Neandertal. Die Fragmente von *S. symphorea* bleiben zunächst unter den Kulturbedingungen auf Gotland vital, sie zeigen aber nur geringe aktive Differenzierungsprozesse. Dies deutet zunächst auf eine weniger stark ausgeprägte Plastizität und Flexibilität der Flechte hin.

Der ausgewachsene Thallus von *S. symphorea* differenziert sich in einen ledrigknorpeligen Stiel mit aufsitzenden gallertigen Kugeln, bestehend aus den lichenisierten

Kolonien des Photobionten *Gloeocapsa sanguinea* (Schiman 1957). Der apikale kugelförmige Teil des Thallus unterscheidet sich nur durch seine Größe und durch die Anwesenheit des Pilzes von einer typisch freilebenden, nicht lichenisierten Kolonie der *Gloeocapsa sanguinea* Algen. Die primäre Form des homöomeren Thallus wird überwiegend von den Cyanobionten geprägt, erst in den älteren, basalen Teilen entwickelt sich der Pilz stärker und nimmt größeren Einfluss auf die Gestalt des Flechtenlagers, bis sich die typische strauchförmige bis koralloide Gestalt ausdifferenziert. Anatomische Schnittpräparate durch den stielartigen Bereich des Thallus zeigen eine zähe, kompakte Masse, bestehend aus parallel zur Oberfläche gewachsenen Pilzhypen und nicht vital erscheinenden Cyanobakterien. Schimann (1957) behauptet, dass während oder nach dem Absterben des Algenpartners das verstärkte Wachstum des Pilzes einsetzt. Damit könnte der Stiel den abgestorbenen, Thallusbereich darstellen, der apikal kugelförmig weiter wächst, oder er entspricht einem abgestorbenen Thallus, auf dem sich Verbreitungsorgane in Form von Isidien festgesetzt haben und auswachsen (Osenberg 1993). Wenn auch die Thallusorganisation von *S. symphorea* gegenüber der Gallertflechte *C. cristatum* höher entwickelt ist, gehört *S. symphorea* insgesamt dennoch zu den eher einfach organisierten Blaualgenflechten mit einem verhältnismäßig labilen Gleichgewicht zwischen den Bionten (Ott et al. 1997b). Dies zeigt sich in der relativ leichten Ablösung pilzfreier Algenkolonien besonders nach längeren Regenfällen (Osenberg 1993). Hinsichtlich der Diskussion in Kap. II. 5.3.1.1, in der die Zusammenhänge zwischen Thallusorganisation und Plastizität einer Flechte dargelegt wurden, ist anzunehmen, dass *S. symphorea* hinsichtlich ihrer Flexibilität auf veränderte Umweltbedingungen zu reagieren eine Zwischenstellung zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* einnimmt. So erhält die Flechte unter den Kulturbedingungen zwar ihre Vitalität, entwickelt aber aktive Differenzierungsvorgänge nur an bestimmten Thallusstrukturen. Dabei sollte aber der folgende Aspekt beachtet werden. Der gallertige stielartige Teil des Thallus von *S. symphorea* konnte bei der Präparation für die Kulturversuche nicht zerrieben werden, so dass für die Interaktionsversuche sowohl die keuligen Thallusstrukturen als auch die durch den Mörserprozess abgelösten Isidien verwendet wurden. Der ledrige, keulige Teil der Flechte besteht, wie wir gesehen haben, aus alten, wahrscheinlich abgestorbenen Pilzhypen. Es ist daher unwahrscheinlich, dass diese Pilzhypen unter den Kulturbedingungen das Potential für aktive Differenzierungsvorgänge entwickeln. Auch fehlen die photosynthetisierenden Algenpartner, durch die in der Regel die für einsetzende Wachstumsprozesse notwendige Energie bereitgestellt wird. Die an diesen Thallusstrukturen ausbleibenden Differenzierungsprozesse sind damit nicht auf mangelnde Adaptionsfähigkeit der Flechte an unterschiedliche Bedingungen zurückzuführen, sondern liegen primär in der Organisation des Thallus begründet.

Die keuligen Bruchstücke von *S. symphorea* setzen sich auf der Oberfläche von *P. nigrum* fest, verfügen aber nicht über die Fähigkeit die Gesteinsoberfläche aktiv direkt zu besiedeln. Die hier entstehende Verbindung zwischen den beiden Blaualgenflechten ist sehr fragil, sie wird lediglich durch die Ausscheidung von Gallerte gebildet. Die Gallertproduktion ist, wie schon mehrfach diskutiert, stets ein Hinweis auf stattfindende

allgemeine Entwicklungs- und Differenzierungs-vorgänge (Ahmadjian & Jacobs 1983; Schuster 1985; Ott 1987b; Galun 1988; Honegger 1990) und weist so auf eine physiologische Aktivität hin. Spezielle Wachstumsvorgänge wie das Auswachsen langer Hafthyphen bei *C. cristatum* oder *P. nigrum* lassen sich bei *S. symphorea* nicht beobachten.

Damit zeigt die Gallertflechte in den Kulturversuchen die gleiche Tendenz wie unter natürlichen Bedingungen innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft auf der Karstalvar. Ott et al. (1997b) beschreiben in ihren detaillierten anatomisch-morphologischen Untersuchungen mit dem am natürlichen Standort unter normalen Bedingungen entwickelten Flechtenmaterial, dass *S. symphorea* für eine erfolgreiche Ansiedlung stets auf eine Schicht Feinhumus aus organischen Resten und winzigen Gesteinsbröckchen angewiesen ist. Aktive Ansiedlungsprozesse durch die Ausbildung langer Hafthyphen finden bei *S. symphorea* unter den Kulturbedingungen nicht statt. Lediglich in ihrer Entwicklung noch sehr junge, kugelförmige Stadien des Thallus bleiben vital, entwickeln sich weiter (**Abb. 16b**) und können sich unter natürlichen Bedingungen durch auswachsende Hyphen an organischem Substrat befestigen (Ott et al. 1997b). Auch die Bildung isidienähnlicher Abschnürungen weist deutlich auf Differenzierungsvorgänge hin (**Abb. 16c**), so wie sie für die Flechte im Freiland beobachtet werden. Damit wird deutlich, dass die jungen lichenisierten kugelförmigen Thallusstrukturen über ein anderes Differenzierungspotential verfügen als der nur aus Pilzhyphen bestehende stielartige Anteil des Thallus. Der Thallus hat eine Organisationsstufe erreicht, die dazu führt, dass nicht alle Teile innerhalb des Flechtenlagers über die gleiche Adaptionfähigkeit und das gleiche Wachstumspotential verfügen. So vollziehen sich an den stielartigen Anteilen des Thallus keine Differenzierungsvorgänge mehr, während die kugeligen Thallusstrukturen noch über eine höhere Flexibilität und Plastizität verfügen.

Viele Fragmente von *S. symphorea* zeigen Degenerationserscheinungen. Diese korrelieren aber direkt mit dem Grad der Fremdbesiedlung und können daher nicht auf eine weniger erfolgreiche Adaption an die bestehenden Kulturbedingungen zurückgeführt werden. Dieses Phänomen wird in Kapitel II. 5.3.2 diskutiert.

Die unter den Kulturbedingungen bei *S. symphorea* nur geringfügig ausgebildeten aktiven Wachstumsprozesse sind nicht auf eine geringere Plastizität und fehlende Adaptionfähigkeit der Flechte zurückzuführen. Bei erfolgloser Adaption müsste die Flechte vollständig degenerieren. Sie zeigt aber in den Kulturversuchen sowohl auf Gotland als auch im Neandertal die gleichen Entwicklungsvorgänge wie auch unter natürlichen Bedingungen. *S. symphorea* besitzt eine höhere Thallusorganisation und verfolgt prinzipiell eine andere Lebensstrategie als die beiden zuvor beschriebenen Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum*.

Im Freiland verbreitet sich die Flechte *Synalissa symphorea* in der Regel nicht durch vegetative Bruchstücke, wie sie für die hier durchgeführten Kulturversuchen verwendet worden sind, sondern häufig durch die Relichenisierung pilzfreier Kolonien des Photobionten. Untersuchungen von Osenberg (1993) haben gezeigt, dass eine länger

anhaltende Feuchtigkeit bei *S. symphorea* zu einer Verschiebung des Symbiosegleichgewichtes zwischen Myco- und Photobionten führen. Aus dem Thallusverband werden pilzfreie Kolonien des Photobionten *Gloeocapsa sanguinea* freigesetzt (s.o.). Unter natürlichen Bedingungen keimen Pilzsporen des Mycobionten von *S. symphorea* aus und wachsen in die *Gloeocapsa*-Kolonien ein. Nach erfolgreicher Relichenisierung setzt die Thallusdifferenzierung ein. Damit grenzen sich die Kulturbedingungen mit der Verwendung von Flechtenbruchstücken gänzlich von der prinzipiellen Wachstums- und Verbreitungsstrategie der Flechte *S. symphorea* ab. Die weniger stark ausgeprägte Plastizität hinsichtlich allgemeiner Differenzierungsprozesse ist die Folge.

Die klimatischen Bedingungen im Neandertal nehmen keinen negativen Einfluss auf die Entwicklung oder auf das Adaptionspotential der Flechte.

#### *Synalissa symphorea* im Labor

Wenn auch die Fragmente von *S. symphorea* unter den Laborbedingungen zunächst vital bleiben, also eine erfolgreiche Adaption an die hier herrschenden artifiziellen Bedingungen stattgefunden hat, zeigen sich dennoch Unterschiede zum Kulturverlauf im Freiland. Der in den Kulturversuchen auf Gotland und auch im Neandertal beobachtete Ansiedlungsprozess von *S. symphorea* auf der Oberfläche von *P. nigrum* durch die Ausbildung von Gallertbrücken ist im Labor stark vermindert. Die ohnehin auch im Freiland sehr lockere Ansiedlung der Fragmente von *S. symphorea* erfolgt unter den artifiziellen Bedingungen nur vereinzelt. Auch im Labor werden keine Verankerungshyphen ausgebildet, die Ansiedlung erfolgt über Gallertausscheidung. Es finden also nur geringfügig allgemeine Wachstumsprozesse statt (Ahmadjian & Jacobs 1983; Schuster 1985; Ott 1987b; Galun 1988; Honegger 1990). Die suboptimalen Bedingungen im Labor setzen somit die physiologische Aktivität der Flechte herab und nehmen damit nachhaltigen Einfluss auf die Differenzierungsvorgänge (Butin 1954).

Zudem setzen nach einer Kulturzeit von 18 Monaten Degenerationsprozesse ein, die nicht als Folgeerscheinung von Fremdbesiedlungen auftreten und somit als mangelnde Adaption an die im Labor herrschenden Bedingungen interpretiert werden können. Die weniger erfolgreiche Adaption der Flechte an die artifiziellen Kulturbedingungen im Labor weist damit auf eine geringere Plastizität der Flechte hin. Die Flechte *S. symphorea* erreicht unter Laborbedingungen ihre physiologischen Grenzen.

Die Kulturversuche mit der Gallertflechte *S. symphorea* haben eindeutig gezeigt, dass der Grad der Thallusorganisation einen entscheidenden Einfluss auf die Plastizität der Flechte nimmt. Die eingeschränkte Wachstums- und Differenzierungsaktivität deutet auf den ersten Blick auf eine nicht erfolgreiche Adaption der Flechte an die jeweiligen Kulturbedingungen. Detaillierte Betrachtungen ergeben aber, dass bedingt durch die Thallusorganisation der Flechte bestimmte Entwicklungsvorgänge vorgegeben sind. Letztlich zeigte *S. symphorea* in den Kulturversuchen von Gotland und vom Neandertal die für sie typischen Differenzierungsschritte, die auch unter natürlichen

Bedingungen im Freiland gebildet werden. Lediglich im Labor scheinen suboptimale Faktoren die allgemeine physiologische Aktivität von *S. symphorea* zu reduzieren. Durch die weniger stark ausgeprägte Plastizität der Flechte können die ungünstigen Bedingungen aber nicht ausgeglichen werden.

### II. 5.3.1.3 Die Adaption der Grünalgenflechte *Lecidea lurida*

*Lecidea lurida* ist von den in den Kulturversuchen verwendeten Flechtenarten die einzige Grünalgenflechte. Ihr Thallus ist deutlich heteromer gegliedert und von sehr kompakter Struktur. Die Assoziation zwischen den beteiligten Symbionten ist hier im Gegensatz zu dem eher lockeren Symbiontenzusammenhalt in den Blaualgenflechten sehr stabil. Ihre Thallusorganisation ist bereits bei jungen Loben streng gegliedert. *L. lurida* hebt sich in ihrer Reaktion auf die unterschiedlichen Kulturbedingungen deutlich vom Verhalten der bisher beschriebenen Blaualgenflechten ab.

#### *Lecidea lurida* unter den Kulturbedingungen auf Gotland

Die eingesetzten Bruchstücke von *L. lurida* bleiben zwar zunächst vital, zeigen aber in den Kulturexperimenten ein im Vergleich zum natürlichen Standort deutlich eingeschränktes Wachstumspotential. Während Ott et al. (1997b) beobachten, dass die Grünalgenflechte unter natürlichen Bedingungen nahezu immer auf der Krustenflechte *P. nigrum* ansiedelt, erfolgt dieser Ansiedlungs-vorgang in den Kulturversuchen auf Gotland nicht. Unter natürlichen Bedingungen entwickelt *L. lurida* auffallend lange Rhizoidhyphen, mit deren dichtem Geflecht sich der Thallus an und im organischen Substrat verankern kann. Unter den Kulturbedingungen wachsen dagegen nur vereinzelt kurze Hyphen aus, die für den Ansiedlungsprozess scheinbar nicht ausreichend sind. Die Ansiedlung von *L. lurida* auf *P. nigrum* wäre aber besonders hinsichtlich der ernährungs-physiologischen Grundlage in den Kulturversuchen außerordentlich wichtig. Bei der Präparation sind die einzelnen Loben von *L. lurida* nicht nur verletzt, sondern auch vollständig von jeglichem organischen Substrat gesäubert worden. Unter natürlichen Bedingungen ist aber die Vergesellschaftung dieser Grünalgenflechte mit den Blaualgenflechten, insbesondere mit *P. nigrum*, besonders auffällig. Die in diesem System der xerophilen Flechtengesellschaft scheinbar obligate Ansiedlung von *L. lurida* auf *P. nigrum* muss hinsichtlich einer synsymbiotischen Beziehung diskutiert werden (Ott et al. 1997b). Poelt und Mayerhofer (1987) prägten unter anderem den Begriff der „Cyanotrophie“ für eine symbiotische Beziehung zwischen einer Grünalgenflechte und einer oder mehreren Blaualgenflechten. In einer derartigen symbiotischen Beziehung profitiert die Grünalgenflechte von den Stickstoffverbindungen der Blaualgen. Die Beziehung kann prinzipiell obligat oder fakultativ sein. Die synsymbiotischen cyanotrophen Verbindungen zwischen Grünalgen- und Blaualgenflechten sind vor allem auf nährstoffarme, saure Biotope beschränkt. Damit wird durch die fehlende Ansiedlung von *L. lurida* auf *P. nigrum* ihre wesentliche ernährungs-physiologische Grundlage unterbrochen. Eine geringe oder negative Stoffwechselbilanz wiederum hat zur Folge,

dass bestimmte Differenzierungs- und Wachstumsvorgänge nicht stattfinden können, da nicht genügend Energie bereitgestellt werden kann.

Ebenso schränkt auch die offensichtlich geringere Plastizität in Bezug auf veränderte Umweltbedingungen dieser Flechte, die deutlich niedriger zu sein scheint als bei den Blaualgenflechten *Placynthium nigrum*, *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea*, die Differenzierungsvorgänge der heteromer gegliederten Grünalgenflechte ein. Der Thallus von *L. lurida* hat einen deutlich höheren Organisationsgrad erreicht als alle übrigen für die Kulturversuche eingesetzten Blaualgenflechten. Damit unterstützen die Ergebnisse der Kulturversuche mit *L. lurida* die These, dass mit der zunehmenden Komplexität der Thallusorganisation die Plastizität und Flexibilität einer Flechte abnehmen kann. Zum Ende der Kulturdauer ist der überwiegende Anteil der eingesetzten Fragmente von *L. lurida* degeneriert. Die Flechte zeigt eine empfindliche Reaktion auf die experimentellen Bedingungen. Durch die fehlende Flexibilität der Flechte können die durch die Präparation verletzten Fragmente von *L. lurida* nicht regenerieren und sterben ab.

Obwohl die Kulturversuche an dem für die Grünalgenflechte natürlichen Standort durchgeführt worden sind, Adaptionsprozesse hinsichtlich veränderter klimatischer Faktoren also nicht notwendig sind, setzten die für die Flechte typischen allgemeinen Wachstums- und Differenzierungsvorgänge, wie sie unter natürlichen Bedingungen beobachtet werden, nicht ein. Unter natürlichen Bedingungen verbreitet sich die Grünalgenflechte *L. lurida* nicht mit Thallusbruchstücken. Sie bildet neue Auswüchse oder Sporen führen zur Relichenisierung und anschließenden Thallusneubildung.

#### *Lecidea lurida* im Neandertal

Die Kulturbedingungen im Neandertal scheinen für die Fragmente der Grünalgenflechte *L. lurida* wesentlich günstiger zu sein als die Bedingungen am natürlichen Standort auf der Karstalvar. Während in den Kulturversuchen auf Gotland spezielle Wachstumsvorgänge nicht einsetzen konnten, zeigt sich im Neandertal ein deutlich anderes Bild. Die Fragmente von *L. lurida* bleiben nicht nur vital, sondern bilden hier nach einer Kulturdauer von neuneneinhalb Monaten die Wachstums- und Differenzierungsprozesse aus, die für die Grünalgenflechte auch unter natürlichen Bedingungen beschrieben werden (Ott 1997b). *L. lurida* entwickelt die für sie typischen langen Rhizoidhyphen und besiedelt so die Oberfläche von *P. nigrum*. Mit der erfolgreichen Ansiedlung von *L. lurida* auf *P. nigrum* ist die ernährungsphysiologische Grundlage für weitere Wachstumsprozesse dieser Flechte gesichert. Auch zeigen verletzte fragmentierte Bruchstücke die Tendenz miteinander zu verwachsen. Unter den scheinbar besonders günstigen klimatischen Bedingungen im Neandertal adaptiert sich die heteromer gegliederte Grünalgenflechte optimal und kann trotz der durch die Präparation verursachten Verletzungen die für sie typischen Wachstumsvorgänge leisten. So nehmen optimale mikroklimatische Faktoren einen positiven Einfluss auf die physiologische Aktivität einer Flechte (Butin 1954). Bei *L. lurida* setzen unter besonders guten Feuchtigkeitsbedingungen Differenzierungsprozesse ein, die bis dahin

unter natürlichen Bedingungen nicht vollzogen werden konnten. Die nicht nur für die Entwicklungsvorgänge der Grünalgenflechte *L. lurida* (vgl. II. 5.2.1.2; II. 5.2.2.2; II. 5.2.2.3) klimatischen Vorteile des Untersuchungsgebietes im Neandertal werden am Ende des Kapitels II. 5.4 detailliert diskutiert.

#### *Lecidea lurida* unter den Kulturbedingungen im Labor

Die Grünalgenflechte *L. lurida* ist nicht in der Lage sich an die artifiziellen Bedingungen im Labor zu adaptieren. Auch wenn nach sechs Kulturmonaten noch einige vitale Fragmente der Flechte erhalten sind, setzen die ersten sichtbaren Degenerationsvorgänge bereits in den ersten dreieinhalb Versuchsmonaten ein. Die kompakte Oberfläche der oberen Rinde wird porös, Hyphen wachsen aus und in der Folge zerfällt die stabile Thallusorganisation. Klöckner (1998) beschreibt in ihren Kulturversuchen mit Thallusfragmenten von verschiedenen Flechtenarten unter Laborbedingungen, dass eine Reaktion auf Stress der Verlust komplexer Gewebestrukturen und -schichtungen zur Folge haben kann. So quellen bei *Parmelia saxatilis* aus dem zerbrochenen oder teilweise degenerierenden Gewebe sorediöse Gemenge von Hyphen und Algen hervor. Zwischen diesen niedrig organisierten Konglomeraten und echten, zur Verbreitung dienenden Soredien bestehen fließende Übergänge. Eine echte Degeneration darf aber nicht mit dem kurzzeitigen Rückschritt eines Organisationsgrades verwechselt werden, der häufig beim Auswachsen vegetativer Diasporen beobachtet werden kann (Jahns & Ott 1990). Auch bei zur Verbreitung und Neuansiedlung dienenden vegetativen Bruchstücken konnte ein ähnliches Phänomen beobachtet werden. Fragmente der Krustenflechte *Ochrolechia frigida* zeigten zunächst degenerative Erscheinungen, die zur Lockerung der Thallusorganisation führten, bevor dann entsprechende Entwicklungsschritte zur neuen Thallusdifferenzierung einsetzten (Gassmann, unveröffentlicht). So wäre eine vorübergehende Lockerung der Thallusorganisation durch zunächst einsetzende degenerative Prozesse auch bei der heteromer gebauten Grünalgenflechte *L. lurida* denkbar. Differenzierungsprozesse zur Neubildung eines Thallus bleiben aber aus. Die Fragmente von *L. lurida* sterben im Labor vollständig ab. Die Photobionten treten aus dem degenerierenden Thallusfragmenten aus und liegen stellenweise frei auf der Gesteinsoberfläche (**Abb. 29a&b**). Relichenisierungsvorgänge zwischen Pilzhypen und Algen können unter den Laborbedingungen nicht beobachtet werden.

Die Ergebnisse der Kulturversuche zeigen eindeutig, dass die artifiziellen Bedingungen im Labor von der Grünalgenflechte *L. lurida* nicht toleriert werden können und eine erfolgreiche Adaption nicht stattfinden konnte.

In den Kulturversuchen mit *L. lurida* hat sich wiederholt gezeigt, dass eine hoch entwickelte und streng organisierte Thallusorganisation scheinbar eine geringere Plastizität und Flexibilität der Flechte zur Folge hat. Durch die geringere Plastizität ist eine Adaption an artifizielle Bedingungen weniger erfolgreich. So sind die Bedingungen im

Labor von der Grünalgenflechte nicht toleriert worden. Es zeigte sich unter den hier herrschenden artifiziellen Bedingungen keine erfolgreiche Adaption und damit keine weiteren Wachstums- und Differenzierungsvorgänge. Die Flechtenbruchstücke degenerieren.

Auch am natürlichen Standort auf Gotland setzen bestimmte Entwicklungsprozesse nicht ein. Die Reaktion auf die artifiziellen Kulturbedingungen ist bei identischer Kulturmethode hier weniger positiv als im Neandertal. Da das Auswachsen der langen Rhizoidhyphen nicht stattfindet, unterbleibt hier die Ansiedlung von *L. lurida* auf *P. nigrum*. Der ausbleibende Ansiedlungsprozess nimmt einen entscheidenden Einfluss auf die weiteren ernährungs- und stoff-wechselphysiologischen Aspekte, da die cyanotrophe Assoziation zwischen den beiden Flechten nicht ausgebildet werden konnte. Durch die fehlende Ernährungsgrundlage, kombiniert mit der stark eingeschränkten Flexibilität der Grünalgenflechte, setzen schließlich Degenerationsprozesse ein.

Unter den Bedingungen im Neandertal konnte sich die *L. lurida* am besten behaupten und entwickeln. Durch offensichtlich optimale Kulturbedingungen setzen notwendige Differenzierungsprozesse ein, die die Voraussetzung für eine erfolgreiche Adaption darstellen. Durch das Auswachsen der Rhizoidhyphen ist der Ansiedlungsprozess von *L. lurida* auf *P. nigrum* gesichert, die cyanotrophe Assoziation wird ausgebildet und damit ist die ernährungsphysiologische Grundlage für weitere Wachstums-vorgänge geschaffen worden. Die eingeschränkte Plastizität der Flechte wird im Neandertal durch scheinbar besonders günstige klimatische Bedingungen ausgeglichen. Der Verlauf der Kulturversuche hat eindeutig gezeigt, dass die Grünalgenflechte *L. lurida* von allen eingesetzten Flechtenvertretern über die geringste Plastizität und Anpassungsfähigkeit verfügt.

#### Zusammenfassung:

Mit den verschiedenen Vertretern der Blaualgenalgenflechten *Placynthium nigrum*, *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea* und der Grünalgenflechte *Lecidea lurida* sind die Kulturversuche mit Flechtenarten durchgeführt worden, die jeweils über einen unterschiedlichen Differenzierungsgrad der Thallusorganisation verfügen und eine voneinander abweichende Plastizität und Flexibilität hinsichtlich der Anpassung an verschiedene Kulturbedingungen gezeigt haben. Mit den Ergebnissen der Kulturversuche konnte eindeutig herausgearbeitet werden, dass die Blaualgenflechten über eine insgesamt höhere Dynamik verfügen als die Grünalgenflechte. Auch innerhalb der Gruppe der Cyanoflechten lässt sich eine graduelle Abstufung der Plastizität erkennen. Die Krustenflechte *P. nigrum* ist eindeutig die Flechte mit der einfachsten, noch sehr ursprünglichen Thallusorganisation. Die Assoziation zwischen den Bionten ist auffallend locker und instabil. Ihre Dynamik hinsichtlich vielfältiger Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge ist außerordentlich hoch. Sie zeigte im Verlauf der Kulturexperimente die am stärksten ausgeprägte Plastizität verbunden mit einem außerordentlich hohen Adaptionspotential an sehr unterschiedliche Bedingungen.

Die Thallusorganisation der Gallertflechte *C. cristatum* ist weiter entwickelt als bei *P. nigrum*. Hier liegt eine homöomere Thallusgliederung vor. Dennoch wird auch hier die Assoziation der Bionten als relativ labil bewertet, wenn sie auch schon wesentlich stabiler ist als bei *P. nigrum*. Ihre Plastizität und Flexibilität ist im Vergleich niedriger zu bewerten, dennoch verfügt auch diese Blaualgenflechte über ein verhältnismäßig hohes Adaptionspotential an unterschiedliche Kulturbedingungen und zeigt vielfältige Differenzierungsprozesse.

Bei der Blaualgenflechte *S. symphorea* bedingt die Thallusorganisation eine weniger flexible Entwicklungsstrategie. Der keulige, ledrige Stil erweist sich als nicht differenzierungsfähiges Gewebe, dagegen zeigen die kugeligen gallertigen Thallusstrukturen ein allgemeines Wachstumspotential. Die Flechte zeigt eine geringere Plastizität und Adaptionfähigkeit als die beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum*.

Die heteromere Grünalgenflechte *L. lurida* weist von allen in den Kulturversuchen verwendeten Flechtenvertretern die höchste Thallusdifferenzierung auf. Ihre strenge Thallusorganisation und die stabile Assoziation der Bionten innerhalb der Symbiose setzten aber offensichtlich die Plastizität und damit ihre Adaptionfähigkeit deutlich herab. So wurden unter den Kulturbedingungen bestimmte Wachstums- und Differenzierungsvorgänge nicht mehr ausgebildet, Degenerationsprozesse traten ein. *L. lurida* ist von allen Flechtenvertretern eindeutig die Flechte mit der geringsten Flexibilität.

### **II. 5.3.2 Die Interaktionsmuster zwischen *Placynthium nigrum* und den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft**

In ihren ausführlichen anatomisch-morphologischen Untersuchungen über die xerophile Flechtengesellschaft Gotlands erarbeitete Osenberg (1993) die komplexen Interaktionsformen zwischen den hier beteiligten Flechtenvertretern. Sie analysierte den „Ist-Zustand“ des komplexen Interaktionssystems, so wie es sich unter den natürlichen Bedingungen auf der Karstalvar entwickeln kann. Mit der Durchführung der Experimente unter verschiedenen Kulturbedingungen ergibt sich nun die Möglichkeit, die Dynamik der Entstehung und das Potential des Multibeziehungssystems mit seinen komplexen intra- und interspezifischen Interaktionen zu untersuchen. Nach der individuellen Adaptionfähigkeit und Plastizität jedes einzelnen an den Kulturversuchen beteiligten Vertreters der xerophilen Flechtengesellschaft (II. 5.3.1) wird nun die dynamische Entstehung der Interaktionsformen zwischen den verschiedenen Arten diskutiert.

Zwischen der Blaualgenflechte *P. nigrum* und jedem einzelnen Flechtenvertreter differenzieren sich auch unter den Kulturbedingungen charakteristische interspezifische Interaktionsmuster heraus, die in ihrer Gesamtheit für die dynamische Entstehung des Multibeziehungssystem der xerophilen Flechtengesellschaft von essentieller Bedeutung sind. Schon frühere Untersuchungen haben mehrfach gezeigt, dass Flechten durch die

Entwicklung komplexer Interaktionen einen entscheidenden Besiedlungsvorteil erlangen können (Ott et al. 1997b, Gassmann & Ott 2000, Ott et al. 2000, de Vera 2000).

### II. 5.3.2.1 *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

Die beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum* bilden miteinander unter den verschiedenen Kulturbedingungen sowohl im Freiland (Gotland, Neandertal) als auch unter den artifiziellen Bedingungen im Labor interspezifische Interaktionsmuster aus. In Abhängigkeit der Kulturstandorte und ihren klimatischen Faktoren zeigen sich deutliche Unterschiede in der Ausdifferenzierung dieser Flechtenassoziation.

#### *P. nigrum* und *C. cristatum* auf Gotland:

Unter den natürlichen Bedingungen auf der Karstalvar findet man die Gallertflechte *C. cristatum* stets in Assoziation mit den beiden Flechten *P. nigrum* und *Synalissa symphorea* (Osenberg 1993). Die drei Blaualgenflechten besiedeln nebeneinander das Kalkgestein, wobei *S. symphorea* und *C. cristatum* stets eine dünne Feinhumusschicht benötigen, in die sie mit ihren Rhizoidhyphen zwecks Verankerung eindringen können. Die aus den basalen Teilen von *C. cristatum* auswachsenden Hafthyphen wachsen bis in die Lücken zwischen den Areolen von *P. nigrum* hinein, ohne aber tief in den Thallus einzudringen (Ott et al. 1997b). Sind nur diese drei Partner an einem Kleinstandort auf der Karstalvar vorhanden, wird unter natürlichen Bedingungen keine der drei Flechten sichtbar geschädigt.

In den Kulturversuchen auf Gotland entwickelt die Gallertflechte *C. cristatum* sowohl alleine (II. 5.3.1.1) als auch in Assoziation mit *P. nigrum* ihre charakteristischen langen Rhizoidhyphen, mit denen sie sich an den größeren Thallusareolen (**Abb. 15a**) wie auch auf den zerkleinerten Gewebebröseln von *P. nigrum* anheften kann (**Abb. 15b**). Auch hier dringen die Hyphen nicht tief in das Thallusgewebe ein und dienen offensichtlich nur der Befestigung. Die Tendenz ist die gleiche wie unter den natürlichen Bedingungen; *C. cristatum* nutzt *P. nigrum* als organisches Substrat. Ebenso verfangen sich kleinste Brösel von *P. nigrum* in den auswachsenden Rhizoidhyphen von *C. cristatum* (**Abb. 15c**), sie werden von diesen umwickelt, fixiert und entwickeln sich weiter. Durch die langen Rhizoidhyphen wird so die Ausbildung der Assoziation zwischen den beiden Blaualgenflechten unterstützt, da sie die gegenseitige Ansiedlung erleichtern.

Für die natürlichen Bedingungen wird postuliert, dass *P. nigrum* die Oberfläche von *C. cristatum* besiedelt, indem Hyphen des Prothallus die Loben von *C. cristatum* erklettern und nach anschließender Lichenisierung der Hormogonien von *Dichotrix orsiniana* eine weitere Thallusentwicklung stattfinden kann (Ott et al. 1997b). In den hier durchgeführten Kulturversuchen zeigt sich, dass kleinste Gewebebrösel von *P. nigrum* als vegetative Verbreitungseinheiten fungieren können und die Bruchstücke der Gallertflechte *C. cristatum* direkt besiedeln, so dass eine Relichenisierung nicht notwendig ist. Einzelne auswachsende Hyphen dienen dabei der primären Befestigung (**Abb. 15f**). Die Verbindung ist zunächst sehr fragil, da die Hyphen in diesem Stadium

nicht in die Bruchstücke von *C. cristatum* eindringen. Mit fortschreitender Entwicklung differenziert sich eine stabilere Verankerung, indem mehrere auswachsende Hyphen von *P. nigrum* gebündelt bis in die obere Schicht von *C. cristatum* vordringen (**Abb. 15g**). Die meisten Arten der Gattung *Collema* haben einen unberindeten einfachen Thallusaufbau. Bei wenigen Arten zeigen sich Anfänge der Rindenbildung, so auch bei der hier für die Kulturversuche eingesetzten Art *C. cristatum* (Henssen & Jahns 1974). Dennoch müssen die Hyphen von *P. nigrum* keine kompakte plectenchymatische Rindenstruktur durchdringen, um sich auf den Bruchstücken von *C. cristatum* befestigen zu können. Auch hier dient das nur oberflächliche Einwachsen der Pilzhyphen der stabileren Verankerung, die durch zusätzliche Gallertisierung der Kontaktstellen nochmals intensiviert wird. Gelegentlich kann man beobachten, dass Hyphen von *P. nigrum* tiefer in einzelne Fragmente von *C. cristatum* einwachsen. Diese Bruchstücke zeigen schon im Vorfeld nicht mehr den für *C. cristatum* typischen Thallusaufbau. Sie sind bereits durch die Präparation für die Kulturversuche stark verletzt worden und nicht mehr vital, so dass die einwachsenden Hyphen von *P. nigrum* hier offensichtlich keinen Einfluss auf den Vitalitätsgrad der Fragmente genommen haben.

Parasitismus scheint damit für die hier ausgebildete Assoziation zwischen *C. cristatum* und *P. nigrum* nicht von Bedeutung zu sein. Nach Poelt und Doppelbauer (1956) werden verschiedene Formen des Parasitismus unterschieden: der Gelegenheitsparasitismus, der Jugendparasitismus und der Holo- oder auch Vollparasitismus. Beim Gelegenheitsparasitismus überwachsen raschwüchsige Lebensformen schwächere Arten oder sie vermehren sich auf/in diesen und bringen sie zum Absterben. Der Wirt oder das Substrat wird hier nicht aktiv zersetzt, sondern vom Gelegenheitsparasiten (Raumparasiten) von Licht und Feuchtigkeit oder anderen lebensnotwendigen Umweltfaktoren abgeschlossen, so dass dem Wirt die Existenzgrundlage entzogen wird. Jugendparasiten entwickeln sich als Schmarotzer, können aber nach Aufbau eines eigenen Thallus selbstständig weiter wachsen, wobei der Wirt dabei vollständig abgetötet wird. Der Vollparasit differenziert während seiner gesamten Entwicklung eine charakteristische Bindung zum Wirt aus. Die Fortpflanzung des Parasiten kann letztlich zum Abtöten des Wirtsorganismus führen oder nur zur geringfügigen Schädigung, sofern er durch Regenerationsmechanismen den nachhaltigen Verletzungen des Parasiten entgegen treten kann (Poelt & Doppelbauer 1956, Poelt 1958). In den hier durchgeführten Kulturrexperimenten dringt in der Regel keine der beiden Flechten tief in den Thallus des jeweiligen Assoziationspartners ein, weder bei *P. nigrum* noch bei *C. cristatum* ist eine sichtbare Schädigung zu erkennen, so dass zumindest zu diesem Zeitpunkt des Entwicklungsstandes kein Hinweis auf eine parasitische Interaktionsform vorliegt.

Zum Ende der Kulturzeit hat sich ein stabiles Assoziationsgefüge zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* gebildet, in dem beide Flechten unabhängig voneinander weitere Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge zeigen, womit also nochmals verdeutlicht wird, dass weiterhin physiologische Vitalität und Aktivität vorhanden sind.

*P. nigrum* und *C. cristatum* im Neandertal:

Prinzipiell differenzieren sich in den Kulturversuchen im Neandertal zwischen den beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *C. cristatum* die gleichen Interaktionsformen aus wie auf Gotland. Die Bedingungen im Neandertal sind offensichtlich für die Entwicklungsprozesse besonders günstig, da der gesamte Prozess beschleunigt verläuft. Die hier massiv auftretende Gallerte scheint die Entwicklung der Assoziationsformen zwischen den beiden Blaualgenflechten zunächst positiv zu beeinflussen. Kleinste Areolen von *P. nigrum*, eingebettet in ein komplexes Gemisch aus Gallerte, inkorporierten Blaualgen und Bakterien lagern sich auf der Oberfläche von *C. cristatum* an (**Abb. 23e**). Aus den Areolen wachsen Pilzhyphen heraus und verankern sich auf der Oberfläche von *C. cristatum* (**Abb. 23f**). Die hier ausdifferenzierte Assoziation ist bereits im Anfangsstadium wesentlich stabiler als in den Kultorexperimenten auf Gotland, da die Gallerte als Kittsubstanz fungiert und den gesamten Assoziationskomplex miteinander verklebt. Für die aus den Areolen von *P. nigrum* auswachsenden Hyphen übernimmt die Gallerte eine zusätzliche Stabilisierung und Schutzfunktion. Das Abbrechen der sehr fragilen einzelnen Hyphen unterbleibt, so dass die primäre Ansiedlung mit deutlich stabilerem Kontakt erfolgt. Neben dem mechanischen Schutz der Hyphen übernimmt die Gallerte ebenso Schutzfunktion vor zu starker Einstrahlung und Austrocknung. Dies konnte bereits in anderen Untersuchungen festgestellt werden (Schuster et al. 1985; Ott 1987; de Vera et al. 2003). Rogers (1977) weist darauf hin, dass die Widerstandsfähigkeit der Blaualgenflechten gegenüber härteren Umweltbedingungen darin begründet ist, dass neben der starken Pigmentierung der Pilzhyphen besonders die Blaualgengallerte vor zu starker Einstrahlung schützt. Darüber hinaus kann sie als Wasser- und Nährstoffspeicher für die auswachsenden Hyphen fungieren (Rundel 1988). Eine ausgewogene Wasserversorgung ist aber an trockenen Standorten wie der Karstalvar besonders für die Entwicklung von Initialstadien bei Flechten von besonderer Bedeutung. Wie unter II. 5.3.1.1 bereits erwähnt erfolgt die Nährstoffaufnahme der Pilzhyphen innerhalb ihrer Absorptionszone unmittelbar hinter den wachsenden Apices (Deacon 1997). Im Gallert-Algen-Bakteriengemisch können Nährstoffe und Wasser akkumulieren und von den wachsenden Pilzhyphen aufgenommen werden. Damit verfügen die hier in Gallerte eingebetteten Pilzhyphen über ein reichhaltigeres Nährstoff- und Wasserangebot als ungeschützt auswachsende Hyphen wie beispielsweise in den Kulturversuchen auf Gotland, so dass neben der Stabilisierung des gesamten Interaktionsgefüges auch intensivere Differenzierungsprozesse ablaufen können.

Durch die hier herrschenden klimatischen Bedingungen zeigt sich nach neuneinhalb Monaten Kulturzeit eine stark fortgeschrittene Entwicklung des Interaktions-komplexes zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum*. Die Bruchstücke von *C. cristatum* sind nicht nur massiv besiedelt, im Gegensatz zu den Kulturversuchen auf Gotland setzen hier Degenerationsprozesse ein. Die Ursachen können vielseitig sein. Lichtmangel durch den starken Bewuchs der Oberfläche ebenso wie mögliche Zersetzungsvorgänge durch die in der Gallerte massiv vorkommenden Bakterienkolonien

müssen als mögliche Faktoren diskutiert werden. Die günstigen klimatischen Faktoren im Neandertal führen offensichtlich zur forcierten Ausbildung des Assoziationsgefüges zwischen den beiden Blaualgenflechten in der Initialphase der Entwicklung. Durch die extreme gegenseitige Ansiedlung zeigen sich hier wesentlich früher erste Degenerationsprozesse als unter den natürlichen Bedingungen auf der Karstalvar. Parasitisches Verhalten der beiden Flechten im Sinne von Gelegenheits- bzw. Raumparasitismus setzt ein (Poelt & Doppelbauer 1956, Poelt 1958). Damit scheint der Vorteil hinsichtlich der Entstehung der Assoziation zwischen den beiden Flechten nur kurzfristig und verändert sich im fortgeschrittenen Entwicklungsstadium besonders für die Gallertflechte *C. cristatum* ins Negative. Auch unter den natürlichen Bedingungen der Karstalvar auf Gotland entstehen durch das gegenseitige Überwachsen stockwerkartige Strukturen, die von unten her absterben (Ott 1997b). Die Schädigung individueller Thalli ist die Folge, dennoch wird das Gleichgewicht zwischen den einzelnen Arten am Kleinstandort nicht beeinflusst. Während der mittlere Bereich eines solchen Etagen-Komplexes durch Lichtmangel abstirbt, kann der sich am Rand befindende Teil durch Auswachsen oder unterschiedliche Verbreitungsmechanismen höher gelegene Stockwerke erreichen und sich dort erneut ansiedeln. Hier erfolgt die Standortbehauptung durch vertikale Ausbreitung. Der abgestorbene Anteil des Komplexes wandelt sich mit der Zeit in eine Feinhumusschicht um, die zunächst von Flechten und Moosen, später auch von höheren Pflanzen besiedelt werden kann. Trotz der Schädigung individueller Thalli bleibt das Gesamtvorkommen am jeweiligen Kleinstandort erhalten und die Stabilität des Gesamtsystems wird hier nicht negativ beeinträchtigt (Ott et al. 1997b).

In den auf Gotland durchgeführten Kulturversuchen sind zum gleichen Zeitpunkt noch keine Degenerationsvorgänge zu beobachten. Offensichtlich ist hier innerhalb der zur Verfügung stehenden Kulturzeit die Entwicklung des Assoziationsgefüges noch nicht so weit fortgeschritten, als dass in Folge der zu starken gegenseitigen Fremdbesiedlung degenerative Prozesse einsetzen würden. Die hier im Neandertal frühzeitig einsetzende Degeneration kann, so wie oben beschrieben, eine spezielle Entwicklungsphase innerhalb der normalen Entstehung des komplexen stockwerkartigen Interaktionssystems darstellen oder aber auch auf eine frühzeitige irreversible Schädigung hinweisen, durch die gegebenenfalls die weitere Entwicklung des komplexen Multi-Beziehungssystems verhindert wird. Wenn auch offensichtlich die klimatischen Bedingungen im Neandertal besonders für die initiale Entwicklung der Assoziation zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* besonders günstig zu sein scheinen, sind sie möglicherweise für die weitere komplexe Ausdifferenzierung und Stabilität des Gesamtsystems weniger optimal. So ist vorstellbar, dass durch Veränderungen im mikroklimatischen Bereich die weitere Entwicklung und Stabilität im Gesamtsystem beeinträchtigt wird. Von Kulturversuchen unter Laborbedingungen ist bekannt, dass für erfolgreiche Differenzierungsvorgänge in einer Flechte ein geregelter Feucht-Trockenrhythmus von Bedeutung ist (Jahns 1993). Es ist also denkbar, dass geregelte Trocken- und Feuchtphasen nicht nur Einfluss auf die Ontogenie einer einzelnen

Flechte nehmen, sondern ebenso eine bedeutende Rolle in der Ausdifferenzierung von komplexen interaktiven Flechtensystemen spielen. So könnten beispielsweise die Verlängerung der Feuchtphasen und das veränderte Wasserangebot die für die Entstehung des Interaktionssystems entscheidenden Differenzierungsvorgänge negativ beeinflussen. Diese Zusammenhänge sollen in Kapitel II. 5.3.3 in der Diskussion über die klimatischen Bedingungen der verschiedenen Untersuchungsbiotope nochmals ausführlich dargestellt werden.

Im Rahmen dieser Arbeit wurden aus zeitlichen Gründen zunächst keine weiteren Kulturversuche ausgewertet. Weitere Proben befinden sich aber noch als Langzeitexperimente an den jeweiligen Untersuchungsstandorten. Ihre Auswertung wird schließlich verdeutlichen, ob die frühzeitig eingetretene Schädigung des Systems Teil des auch unter natürlichen Bedingungen ablaufenden Entwicklungsvorganges zur Ausdifferenzierung dieses Multibeziehungssystems ist oder letztlich die Ausbildung des Interaktionsgefüges verhindert.

*P. nigrum* und *C. cristatum* im Labor:

Wie schon für die Adaption jedes einzelnen Flechtenvertreters diskutiert sind offensichtlich auch für die Ausbildung der Interaktionsmuster zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* die Bedingungen im Labor weniger günstig als im Freiland. Die Ansiedlung von *P. nigrum* auf *C. cristatum* verläuft zunächst stark verzögert und weniger intensiv. Auffällig ist die unter den artifiziellen Bedingungen im Labor deutlich geringere Ausscheidung von Gallerte im Vergleich zum Neandertal. Damit ist in den Kulturversuchen im Labor weder der durch die Gallerte bedingte ernährungsphysiologische Vorteil gegeben noch ihre Schutzfunktion vorhanden. Der Kontakt zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* ist daher wesentlich instabiler als im Freiland. So liegen Gewebebrösel von *P. nigrum* häufig nur locker auf der Oberfläche von *C. cristatum*, da die fixierende Gallerte fehlt. Schließlich wachsen aus *P. nigrum* Hyphen aus, die in die obere Schicht der Fragmente von *C. cristatum* eindringen und einen stabileren Kontakt herstellen können. Insgesamt werden demnach prinzipiell die gleichen Interaktionsmuster zwischen den beiden Flechten ausgebildet wie im Freiland, wobei aber der gesamte Prozess unter den artifiziellen Laborbedingungen wesentlich mehr Zeit in Anspruch nimmt und einer starken Verzögerung unterliegt. So zeigen sich zum Ende der Kulturperiode im Labor noch keine Degenerationserscheinungen. Die gegenseitige Besiedlung ist noch nicht so weit fortgeschritten wie beispielsweise im Neandertal, so dass offensichtlich das Absterben durch Lichtmangel oder die einsetzenden Zersetzungs Vorgänge durch bakterienreiche Gallertauf lagerungen hier noch nicht eintreten. Durch die starke Verzögerung der allgemeinen Entwicklungsprozesse kommt es zwischen den Flechten noch nicht zum parasitischen Verhalten im Sinne des Raumparasitismus (Poelt & Doppelbauer 1956; Poelt 1958).

Die Ergebnisse der Kulturversuche zeigen eindeutig, dass prinzipiell zwischen den beiden Blaualgenflechten unabhängig von den Kulturbedingungen die gleichen Interaktionsmuster ausgebildet werden können. Dies deutet auf einen offensichtlich

genetisch festgelegten Differenzierungsmodus, der zwar positiv oder negativ beeinflusst werden kann, aber nicht prinzipiell verändert wird. Aufgrund der Dynamik und der Plastizität der beteiligten Flechtenpartner hinsichtlich der Entwicklungsprozesse beeinflussen weder die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen noch die Präparation der Flechtenbruchstücke die prinzipielle Ausbildung des Interaktionsgefüges, lediglich in ihrer Entwicklungsgeschwindigkeit und Intensität lassen sich Unterschiede erkennen.

### II. 5.3.2.2 *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

Die beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *S. symphorea* entwickeln in allen Kulturversuchen unabhängig vom Untersuchungsgebiet prinzipiell identische Interaktionsmuster. Offensichtlich beeinflussen allerdings die klimatischen Unterschiede die Entwicklungsgeschwindigkeit und die Intensität der spezifischen Differenzierungsvorgänge. Die Qualität der prinzipiellen Interaktionsform ist aber identisch. Während *S. symphorea* einen eher passiven Part in der Differenzierung des gemeinsamen Assoziationsgefüges übernimmt, zeigen sich bei *P. nigrum* die aktiven Entwicklungsprozesse.

#### *P. nigrum* und *S. symphorea* auf Gotland:

Am natürlichen Standort auf der Karstalvar gibt es nur wenige Kleinstandorte, an denen *S. symphorea* nicht mit *P. nigrum* vergesellschaftet ist. In der Regel wächst *S. symphorea* kleinstrauchig auf einer dünnen Feinhumusschicht, während die Zwischenräume ihrer Thalli von der variablen Krustenflechte *P. nigrum* voll-ständig ausgefüllt werden können und so eine geschlossene Schicht aus den beiden Blaualgenflechten entstehen kann. Beide besiedeln das Kalkgestein in erster Linie nebeneinander, trotz der starken und engen Vergesellschaftung wird hier keine der beiden Arten sichtbar geschädigt und ein Eindringen der Hyphen in den jeweils anderen Thallus findet nicht statt (Ott et al. 1997b). Es gibt zwischen den beiden Blaualgenflechten keine Hinweise auf parasitisches Verhalten (Poelt & Doppelbauer 1956, Poelt 1958).

Unter den Kulturbedingungen wachsen die beiden Flechten nicht nur nebeneinander, sondern bilden miteinander komplexe Interaktionsmuster aus. Dabei werden vor allem die Fragmente von *S. symphorea* von den einzelnen Bionten und undifferenzierten Gewebekonglomeraten wie auch von kleinen Thalli der Krustenflechte *P. nigrum* aktiv besiedelt. Die ersten Interaktionskontakte zwischen den beiden Blaualgenflechten entstehen durch die Anlagerung einzelner Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* an die Oberfläche von *S. symphorea*, die durch starke Gallertansammlung zusätzlich fixiert werden. Die Ansiedlung nimmt kontinuierlich zu, so dass die Fragmente von *S. symphorea* schließlich flächenhaft von einem undifferenzierten Gewebekonglomerat aus fragmentierten Flechtenresten (**Abb. 17c**), eingebettet in einem Gallert-Blaualgengemisch, bedeckt werden. Die Ansiedlungen sind rein oberflächlicher Natur. Auch hier ist kein Einwachsen von Hyphen in den Thallus von *S. symphorea* zu beobachten, so dass ein saprophythisch-parasitischer Kontakt ausge-

geschlossen werden kann. Dennoch kommt es zur Schädigung der Bruchstücke von *S. symphorea*. Mit zunehmender Fremdbesiedlung setzen Degenerationsvorgänge ein, wie sie in der Assoziation mit *P. nigrum* unter natürlichen Bedingungen nicht zu erkennen sind. Die hier erkennbare Schädigung der Thalli ist offensichtlich eine Folge von Lichtmangel und einsetzenden Zersetzungs Vorgängen, so wie sie bereits für die fortgeschrittene Assoziation zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum* beschrieben wurden. Auch hier scheint der Raumparasitismus letztlich für die einsetzenden Degenerationsvorgänge verantwortlich zu sein.

Neben einzelnen Bionten besiedeln auch kleinste Areolen von *P. nigrum* die Oberfläche von *S. symphorea*. Ihre aktive Ansiedlung wird von Gallertaufagerungen unterstützt. Eingebettet in Gallerte werden die Areolen der Krustenflechte zunächst mit der Oberfläche von *S. symphorea* passiv verklebt. Geschützt und stabilisiert wachsen Hyphen aus den Areolen durch die Gallertmatrix und verankern sich in der oberen Schicht von *S. symphorea*. Eine derartige aktive Ansiedlung von *P. nigrum* auf *S. symphorea* wurde unter den natürlichen Bedingungen nicht beobachtet (Ott et al. 1997). Sie spiegelt erneut die Flexibilität und das Potential hinsichtlich allgemeiner Differenzierungsvorgänge der Krustenflechte wider. Die unterstützende Funktion der Gallerte hinsichtlich Schutz und Nährstoffbereitstellung für die Ausbildung der Interaktionsmuster zwischen den beiden Gallertflechten wird erneut deutlich (vgl. II. 5.3.2.1). Es wiederholt sich das Bild, dass mit zunehmender Ansiedlung Degenerationsvorgänge bei *S. symphorea* einsetzen.

Während in der natürlichen Assoziation die beiden Blaualgenflechten *P. nigrum* und *S. symphorea* nebeneinander ein dichtes Blaualgenflechtenpolster bilden und so den anderen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft ein ideales Ansiedlungssubstrat bieten, zeigen sie unter den artifiziellen Kulturbedingungen eine andere Interaktionsform. *P. nigrum* siedelt sich auf *S. symphorea* an und nutzt diese als Substrat. Umgekehrt zeigt *S. symphorea* ihrerseits in der Ausbildung der Assoziation mit *P. nigrum* keine aktiven Differenzierungs- und Wachstumsprozesse. Nur vereinzelt haben sich einzelne Fragmente von *S. symphorea* durch Gallertausscheidung auf der Oberfläche von *P. nigrum* festgesetzt. Wie bereits in II. 5.3.2.1 diskutiert zeigt die Flechte *S. symphorea* mit ihrer Thallusorganisation und Lebensstrategie eine weniger stark ausgeprägte Flexibilität hinsichtlich verschiedener Differenzierungs- und Wachstumsprozesse oder sie ist lediglich nicht auf die Verbreitung durch Bruchstücke eingestellt, sondern auf Ascosporen, die aber in den hier durchgeführten Kulturexperimenten nicht zur Verfügung standen. Dies bestätigt sich in der Ausbildung der interspezifischen Interaktion mit *P. nigrum*. *S. symphorea* hat innerhalb der hier ausgebildeten Interaktionsform eine rein passive Funktion. Sie fungiert lediglich als Substrat und entwickelt selbst keine aktiven Differenzierungsvorgänge, die die Ausbildung der interspezifischen Interaktion mit *P. nigrum* fördert.

*P. nigrum* und *S. symphorea* im Neandertal:

Prinzipiell werden zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* unter den Kulturbedingungen im Neandertal die gleichen Interaktionsmuster ausgebildet wie unter den Kulturbedingungen auf Gotland. Wie schon bei der Adaption der einzelnen Flechtenarten beschrieben zeigt sich auch für die Ausbildung der Assoziationskomplexe, dass die Kulturbedingungen im Neandertal den gesamten Entwicklungsprozess beschleunigen. Schon nach dreieinhalb Monaten hat sich unter den hier herrschenden Kulturbedingungen zwischen den beiden Blaualgenflechten ein komplexes Assoziationsgefüge entwickelt, das stabiler wirkt als auf Gotland. Hier scheint besonders die massiv auftretende Gallerte erneut die Stabilität der Interaktion zu fördern. Ebenso fällt erstmalig auf, wie sich hier bei der Ansiedlung von *P. nigrum* auf *S. symphorea* die Pilzhypen der Krustenflechte nicht nur oberflächlich verankern, sondern tiefer in den Thallus von *S. symphorea* eindringen (**Abb. 24c**), damit also auch ein stabilerer Kontakt zwischen den beiden Flechten gebildet wird. Es kann aber auch nicht ausgeschlossen werden, dass sich hier erste Hinweise auf eine parasitische Interaktionsform andeuten. Wachsen Pilzhypen tief in den Thallus eines Assoziationspartners ein, muss auch immer an eine parasitische Interaktion im Sinne der Nährstoffsuche gedacht werden. Da die Fremdbesiedlung von *S. symphorea* im Neandertal schon frühzeitig weit fortgeschritten ist, spielt der Raumparasitismus hier ebenfalls eine bedeutende Rolle. Hier setzen durch die starke Besiedlung von *S. symphorea* erste Degenerationsprozesse ein.

Auch wenn die Kulturbedingungen zunächst die Ausbildung der interspezifischen Interaktionsform zwischen den beiden Flechten positiv beeinflussen, indem bestimmte Entwicklungsschritte früher einsetzen und intensiver verlaufen, scheinen sie letztlich für die Langlebigkeit der Assoziation weniger günstig zu sein, da auch die Degeneration und irreversible Schädigung des Systems früher einsetzt.

*P. nigrum* und *S. symphorea* im Labor:

Die im Labor herrschenden artifiziellen Bedingungen sind offensichtlich auch für die Ausbildung der Interaktionen zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* suboptimal. Wenn sich auch zwischen den beiden Flechten prinzipiell die gleichen Entwicklungstendenzen wie im Freiland andeuten, so verlaufen sie hier in Abhängigkeit der herrschenden Kulturbedingungen stark verzögert. So setzen auch die ersten Degenerationserscheinungen wesentlich später ein. Damit zeigen die Ergebnisse der Kulturversuche aber, dass die prinzipiellen Differenzierungsvorgänge, die zur Ausbildung der interspezifischen Interaktionsmuster zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* führen, genetisch festgelegt zu sein scheinen. Lediglich die Entwicklungsgeschwindigkeit und Intensität werden durch äußere Faktoren positiv oder negativ beeinflusst, nicht aber ihre prinzipielle Qualität. Damit zeigt sich die gleiche Tendenz wie für die Ausbildung der Assoziation zwischen *P. nigrum* und *C. cristatum*.

### II. 5.3.2.3 *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

Die heteromer gegliederte Grünalgenflechte *L. lurida* verfügt über eine geringere Flexibilität und Plastizität hinsichtlich ihrer Adaption an die verschiedenen Kulturbedingungen als alle anderen für die Kulturversuche eingesetzten Flechtenvertreter (II. 5.3.1). Dennoch entwickeln sich zwischen ihr und der Blaualgenflechte *P. nigrum* spezifische Interaktionsmuster. Auch hier zeigen sich in Abhängigkeit der Kulturbedingungen Unterschiede in der Entwicklung des gemeinsamen Assoziationskomplexes.

#### *P. nigrum* und *L. lurida* auf Gotland:

An allen untersuchten Kleinstandorten auf der Karstalvar besiedelt die Grünalgenflechte *L. lurida* unter natürlichen Bedingungen stets die Blaualgenflechte *P. nigrum* oder anderes organisches Substrat (Ott et al. 1997b). Insbesondere die Ansiedlung auf *P. nigrum* ist für die Grünalgenflechte hinsichtlich verschiedener Aspekte mit bedeutenden Vorteilen verbunden. So kann *L. lurida* durch die enge Vergesellschaftung mit *P. nigrum* ihre Wasserversorgung durch externe Speicherung von Kapillarwasser sicherstellen und offensichtlich im Sinne einer cyanotrophen Symbiose von den Stickstoffverbindungen der Blaualgenflechte profitieren (Ott et al. 1997b). Die fortgeschrittene Besiedlung von *P. nigrum* durch *L. lurida* führt letztlich zur Schädigung der Blaualgenflechte. Auch in dieser Assoziation ist offensichtlich der Raumparasitismus von entscheidender Bedeutung (Poelt & Doppelbauer 1956; Poelt 1958). Durch die für *P. nigrum* charakteristische und flexible Wachstums- und Verbreitungsstrategie bleibt allerdings das Gleichgewicht zwischen beiden Arten am Kleinstandort erhalten (Ott et al. 1997). Besiedelt *P. nigrum* die Loben der Grünalgenflechte, so sterben im fortgeschrittenen Stadium die Grünalgen aus Lichtmangel innerhalb des Thallus ab, so dass auch hier die Schädigung von *L. lurida* die Folge ist. Trotz der gegenseitigen Schädigung der individuellen Thalli herrscht zwischen beiden Flechtenpartnern ein dynamisches Gleichgewicht, so dass das Gesamtvorkommen am Kleinstandort nicht beeinträchtigt wird.

Auch unter den Kulturbedingungen zeigen sich tendenziell Interaktionen zwischen den beiden Flechten. Die Grünalgenflechte *L. lurida* zeigt allerdings, wie bereits ausführlich beschrieben, unter den Kulturbedingungen nur geringe Wachstums- und Differenzierungsvorgänge (II. 4.2.2.4). Mögliche Ursachen wurden bereits in II. 5.3.1.3 ausführlich diskutiert. So kann das in den Kulturversuchen gebildete Interaktionsgefüge zwischen den beiden Flechten lediglich durch die Flexibilität und Plastizität der Blaualgenflechte *P. nigrum* entstehen. Wie unter natürlichen Bedingungen besiedelt *P. nigrum* auch hier die Grünalgenflechte, indem sich vor allem auf der oberen Rinde verschiedene organische Auflagerungen an sammeln (**Abb. 19e**). *P. nigrum* verankert sich mit auswachsenden Hyphen in der oberen Epinekralschicht von *L. lurida*, ohne dabei in tiefere Schichten der Fragmente vorzudringen. Die plectenchymatische Rinde ist möglicherweise zu kompakt, als dass sie von den Hyphen der Blaualgenflechte durchwachsen werden könnte. Der gebildete Kontakt ist daher relativ instabil. Ebenso können sich kleine Areolen von *P. nigrum* an der morphologischen Unterseite von *L.*

*lurida* anheften. Die untere Rinde von *L. lurida* ist wesentlich lockerer strukturiert, so dass sich hier einzelne Hyphen von *P. nigrum* leichter verankern können. Am Ende der Kulturphase sind zahlreiche Fragmente von *L. lurida* degeneriert. Diese Degenerationsvorgänge sind nicht wie unter natürlichen Bedingungen Folge der gegenseitigen intensiven Ansiedlungsprozesse. Eine derartige starke Besiedlung von *L. lurida* hat unter den Kulturbedingungen bis zu diesem Zeitpunkt noch nicht stattgefunden. Lichtmangel und Zersetzung können hier nicht als mögliche Faktoren angenommen werden. Die Degeneration ist offensichtlich in dem weniger stark ausgeprägten Adaptionpotential der Grünalgenflechte *L. lurida* an die Kulturbedingungen begründet (II. 5.3.1). Die Ausbildung der interspezifischen Interaktion zwischen *P. nigrum* und *L. lurida* kann tendenziell erfolgen, weil die Blaualgenflechte *P. nigrum* über eine entsprechende stark ausgeprägte Plastizität und Flexibilität verfügt und damit die geringe Dynamik und die weniger erfolgreiche Adaption der Grünalgenflechte *L. lurida* ausgleichen wird.

#### *P. nigrum* und *L. lurida* im Neandertal:

Unter den Kulturbedingungen im Neandertal setzen intensive Wachstums- und Differenzierungsprozesse bei beiden beteiligten Flechtenpartnern ein, so dass es zur verstärkten Ausdifferenzierung interspezifischer Interaktionen zwischen den beiden Flechten *P. nigrum* und *L. lurida* kommt. Die im Freiland unter natürlichen Bedingungen an beiden Flechten beobachteten allgemeinen Entwicklungsvorgänge verlaufen hier in massiver Intensität. Auch die prinzipiell weniger flexible Grünalgenflechte *L. lurida* zeigt unter den Kulturbedingungen im Neandertal ein weitaus stärkeres Wachstumspotential, als in den Kulturversuchen am natürlichen Standort. So können sich hier bei *L. lurida* die langen Rhizoidhyphen ausbilden, mit deren Hilfe sich die Grünalgenflechte auf *P. nigrum* ansiedeln kann. Durch die erfolgreiche Ansiedlung auf der Blaualgenflechte profitiert *L. lurida* nun, wie schon in II. 5.3.2.3 beschrieben, sowohl von den Stickstoffverbindungen aus *P. nigrum* als auch von der zusätzlichen Wasserversorgung durch die externe Speicherung von Kapillarwasser (Jahns 1984; Ott et al. 1997b). Durch das verbesserte Nährstoff- und Wasserangebot wiederum können weitere Wachstumsvorgänge unterstützt werden.

Besonders intensiv verläuft die Besiedlung von *L. lurida* durch die Blaualgenflechte *P. nigrum* und ihren einzelnen Bionten. Innerhalb der ersten dreieinhalb Monate Kulturzeit siedeln sich zahlreiche große und kleine Thalli von *P. nigrum* sowohl auf der Oberfläche als auch an der morphologischen Unterseite von *L. lurida* an. Hierbei ist besonders auffallend, dass die Verankerung von *P. nigrum* auf *L. lurida* nicht nur oberflächlich erfolgt. Die aus den Areolen von *P. nigrum* massiv auswachsenden Hyphen dringen tief in die kompakte plectenchymatische obere Rinde der Grünalgenflechte ein (**Abb. 25k**). Möglicherweise wird die kompakte Rindenstruktur durch verschiedene Umweltfaktoren aufgelockert wie beispielsweise durch extreme Feuchtigkeit aufgeweicht, so dass für die Pilzhypen der Blaualgenflechte das Eindringen in die Rinde erleichtert ist. Der Einfluss des Mikroklimas auf morphogenetische Differen-

zierungsprozesse bei Flechten ist seit langem bekannt (Bertsch & Butin 1967; Schuster 1985; Ott 1987b; Jahns 1993; Klöckner 1998). So stellte Schuster (1985) in seinen Kulturexperimenten im Freiland fest, dass ein zu hohes Feuchtigkeitsangebot letztlich bei verschiedenen Flechten zur Bildung einer wesentlich lockereren Rindenstruktur führen kann. Durchwachsen nun die Hyphen von *P. nigrum* die offensichtlich aufgelockerte Rinde von *L. lurida*, kann ein Vordringen bis zur Algenschicht der Grünalgenflechte und ein daraus resultierender möglicher ernährungsphysiologischer Vorteil für den Mycobionten von *P. nigrum* nicht ausgeschlossen werden.

Bei gleicher Kulturmethode zeigen beide Flechtenpartner im Vergleich zum natürlichen Standort der Karstalvar im Neandertal ein verstärktes Wachstums-potential. Besonders auffällig ist dies für die Grünalgenflechte *L. lurida*. Ihre Entwicklung war in den Kulturversuchen am natürlichen Standort stark herabgesetzt. Die klimatischen Bedingungen im Neandertal sind offensichtlich für die Entwicklung beider Flechtenpartner optimal. So kann sich hier in kürzester Zeit zwischen den beiden Flechten eine stabile Assoziation ausbilden, da beide Flechten gleichermaßen unter den hier herrschenden Bedingungen intensive Wachstumsvorgänge zeigen. So wird die Ausdifferenzierung der interspezifischen Interaktionen durch entsprechende Faktoren positiv beeinflusst.

#### *P. nigrum* und *L. lurida* im Labor:

Für die Ausbildung der Interaktion zwischen den beiden Flechten *P. nigrum* und *L. lurida* sind die artifiziellen Bedingungen im Labor suboptimal. Die schlechte Adaption der Grünalgenflechte *L. lurida* an die im Labor herrschenden Kulturbedingungen sind in II. 5.3.1.3 ausführlich diskutiert worden. Diese Flechte zeigt im Labor keine aktiven Wachstums- und Differenzierungsprozesse, die für die Ausbildung der gemeinsamen Interaktionsmuster von Bedeutung sind (II. 4.3.2.3). Die schon nach dreieinhalb Monaten Kulturdauer degenerierenden Fragmente von *L. lurida* werden von der Blaualgenflechte *P. nigrum* besiedelt. Die Ansiedlung erfolgt bevorzugt an der locker strukturierten morphologischen Unterseite der Grünalgenflechte. Die Hyphen von *P. nigrum* wachsen offensichtlich gezielt bis tief in die Algenschicht der Bruchstücke von *L. lurida* (**Abb. 29i**), so dass auch hier der Mycobiont von *P. nigrum* von einer möglichen Nährstoffübernahme aus den Photobionten der Grünalgenflechte profitieren könnte. Insgesamt ist die Wachstumsaktivität der Blaualgenflechte unter den Laborbedingungen dennoch stark herabgesetzt, so dass die im Labor zwischen den beiden Flechten entwickelte Assoziation nur tendenziell ausgebildet wird. Wenn die Bedingungen im Labor für *P. nigrum* prinzipiell suboptimal sind, ist demnach eine Nährstoff suchende Wachstumsstrategie für die flexible Blaualgenflechte nicht nur vorteilhaft, sondern auch wahrscheinlich.

Die Blaualgenflechte *P. nigrum* bildet in den Interaktionsversuchen mit jedem der Flechtenpartner unabhängig von den Kulturbedingungen charakteristische interspezifische Assoziationsmuster aus. Die Plastizität und Flexibilität der beteiligten Partner

bestimmt die Dynamik des Entstehungsprozesses und beeinflusst letztlich den Komplexitätsgrad innerhalb des ausdifferenzierten Interaktionsgefüges. Es wurden klare Unterschiede hinsichtlich der Plastizität der verschiedenen Assoziationspartner deutlich. Durch die Auswahl der unterschiedlichen Kulturbedingungen ist das Potential innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft herausgearbeitet worden, mit welchem auch unter suboptimalen Bedingungen die Entstehung der komplexen Interaktionsmuster gelingt. Negativ beeinflussende Faktoren werden durch die gemeinsame Plastizität und Dynamik der verschiedenen Flechtenvertreter ausgeglichen, so dass dennoch das komplexe Interaktionsgefüge innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft entwickelt werden kann. Die Kulturbedingungen haben Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und die Komplexität der ausgebildeten Interaktionen genommen, nicht aber die prinzipiellen Differenzierungsmuster beeinflusst, die offensichtlich auf genetischer Ebene festgelegt sind.

#### **II. 5.3.2.4 *Placynthium nigrum*, *Collema cristatum*, *Synalissa symphorea* und *Lecidea lurida***

Bisher ist das Potential von zwei beteiligten Assoziationspartnern hinsichtlich der dynamischen Entstehung der interspezifischen Interaktionsmuster diskutiert worden. Setzt man die vier Flechtenvertreter *P. nigrum*, *C. cristatum*, *S. symphorea* und *L. lurida* gleichzeitig in einem gemeinsamen Versuchsansatz den Kulturbedingungen aus, entwickelt sich zwischen allen beteiligten Versuchspartnern ein hoch komplexes Interaktionssystem. Alle Flechtenpartner interagieren miteinander und zeigen aktive Wachstumsprozesse. Die für die jeweiligen Arten in den bisherigen Kulturversuchen charakteristisch verlaufenden Differenzierungsvorgänge zeigen sich hier mit verstärkter Intensität. Die Entwicklung des gesamten Systems ist offensichtlich positiv verstärkt. So entwickelt sich in kürzester Zeit aus den vier Flechten ein stabiler Multiinteraktionskomplex. Besonders auffallend ist allerdings die verstärkte Wachstumsaktivität der Grünalgenflechte *L. lurida*. Während sie in den bisherigen Kulturversuchen eindeutig die Flechte mit dem geringsten Adaptionspotential und einer stark herabgesetzten Differenzierungsfähigkeit ist, zeigt sie hier ein außerordentlich verstärktes Entwicklungspotential. Als Grünalgenflechte profitiert sie möglicherweise von den drei beteiligten Interaktionspartnern, die als Blaualgenflechten Stickstoff fixieren und zur Verfügung stellen und offensichtlich auch das Wasserangebot für die Entwicklung des Assoziationskomplexes erhöhen. So können Blaualgenflechten in kürzester Zeit aufgrund ihrer im Thallus enthaltenen Gallerte relativ viel flüssiges Wasser aufnehmen und zur Verfügung stellen (Rundel 1988). Darüber hinaus ist bei den in diesem Versuchsansatz beteiligten Blaualgenflechten *S. symphorea* und *C. cristatum* der Anteil der Gallerte höher als bei *P. nigrum*, sie können daher prinzipiell mehr Wasser absorbieren als die Krustenflechte. Damit steht der Grünalgenflechte in diesem Kulturansatz durch die gleichzeitige Anwesenheit der drei Blaualgenflechten über längere Zeit wesentlich mehr Wasser zur Verfügung als in den Kulturansätzen, in denen nur *P. nigrum* der alleinige Assoziationspartner für *L. lurida* war. Eine Steigerung der

Fotosyntheseleistung ist möglich, so dass der Grünalgenflechte mehr Energie für notwendige Wachstumsprozesse zur Verfügung steht. Mit zunehmender Wachstumsaktivität kann *L. lurida* dann ihre charakteristischen langen Rhizoidhyphen entwickeln, mit deren Hilfe sie sich an den anderen Flechtenpartner festsetzen kann. Die in erster Linie der Verankerung dienenden Rhizinenstränge können eine zusätzliche externe Speicherung von Kapillarwasser sicherstellen. Jahns (1984) diskutierte diesen Aspekt für die Rhizoidhyphen von *Parmelia saxatilis*. Mit dem hergestellten Kontakt von *L. lurida* zu den Blaualgenflechten kann postuliert werden, dass die Grünalgenflechte im Sinne der cyanotrophen Assoziation von den hier akkumulierten Stickstoffverbindungen profitiert, was einen weiteren positiven Effekt auf die Wachstumsaktivität nimmt.

Durch den multiinteraktiven Kulturansatz entstehen offensichtlich ernährungsphysiologische Vorteile für alle beteiligten Interaktionspartner, die einen positiven Einfluss auf die allgemeinen Wachstumsvorgänge innerhalb der Flechtenassoziation ausüben. Das entstandene Multibeziehungssystem aus den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft ist offensichtlich als komplettes System wesentlich effizienter als die einzelnen Arten.

## **II. 5.4 Der Einfluss der Kulturbedingungen auf die Entwicklung des Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft**

In der bisherigen Diskussion der Kulturergebnisse (Kap. II. 5.3.1, II. 5.3.2) hat sich deutlich herausgestellt, dass neben der prinzipiellen Flexibilität und Adaptionfähigkeit jedes einzelnen an den Kulturversuchen beteiligten Flechtenvertreters, insbesondere die unterschiedlichen Kulturbedingungen einen großen Einfluss auf die Entwicklung und Etablierung des Multi-Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft genommen haben. So wurden sowohl die allgemeinen Wachstumsprozesse jeder einzelnen Flechte (II. 5.3.1) als auch die Ausdifferenzierung der interspezifischen Interaktionsmuster zwischen zwei oder mehreren Assoziationspartnern (II. 5.3.2) von den unterschiedlichen Bedingungen in den Untersuchungsgebieten stark geprägt. Allgemeine Ansiedlungs- und Differenzierungsprozesse bei Flechten werden von einer Reihe von ökologischen Faktoren beeinflusst. Hierzu gehören unter anderem Substratbeschaffenheit, Umweltbelastungen und mikroklimatische Bedingungen.

Der Einfluss des Substrats auf das allgemeine Flechtenwachstum ist seit langem bekannt. So sind die Substratkonsistenz und Substratchemie sowie der Nährstoffeintrag durch Staub für die allgemeinen Differenzierungsprozesse von großer Bedeutung (Ott 1987b; Schuster 1985; Wirth 1976). Durch die Wasserhaltekapazität des Thallus und das Temperaturverhalten bestehen wiederum Querverbindungen zum Mikroklima (Schuster 1985; Jahns 1984).

Auch in den hier durchgeführten Kulturexperimenten machte sich der Einfluss des Substrats deutlich. Die zu Beginn für das Neandertal zusätzlich präparierten Kulturproben auf dem dort vorkommenden Kalkgestein aus dem Karbon (II. 2.2.2.2) entwickelten sich weniger erfolgreich. Schon in der frühen Auswertungsphase zeichnete sich ab, dass das wesentlich härtere und besonders glatte Kalkgestein des Neandertals

besonders für die primären Ansiedlungsprozesse suboptimal war. Die anschließend dennoch einsetzenden allgemeinen Wachstums- und Differenzierungsprozesse auch auf diesem Substrat zeigten keine wesentlichen Unterschiede zu den Entwicklungsvorgängen in den Kulturproben auf dem gotländischen Kalkgestein. Aus zeitlichen Gründen wurde auf eine ausführliche Auswertung der Kulturproben mit dem Kalkgestein des Neandertals verzichtet.

Damit können die hier beschriebenen Unterschiede in der Entwicklung der Kulturversuche nicht auf den Einfluss des Substrats zurückgeführt werden. Für alle hier im Detail beschriebenen Kulturexperimente wurde stets unabhängig vom Untersuchungsstandort das gleiche Substrat verwendet, nämlich das vom natürlichen Standort stammende silurische Kalkgestein von Gotland (II. 2).

Ebenso ist auch die für alle Kulturexperimente angewandte Methodik der Kulturpräparation identisch. Damit ist offensichtlich der Einfluss standortspezifischer Umweltfaktoren und klimatische Bedingungen in den einzelnen Untersuchungsgebieten für die Unterschiede im Entwicklungsverlauf der Kulturversuche primär verantwortlich.

#### **II. 5.4.1 Der Einfluss der Untersuchungsgebiete auf den Kulturverlauf**

In allen Kulturversuchen hat sich eindeutig gezeigt, dass die Bedingungen im stadtnahen Gebiet des Neandertals für die allgemeinen Wachstums- und Differenzierungsprozesse aller beteiligten Flechtenvertreter und damit für die initiale Entwicklung des Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft besonders günstig sind. Die allgemeinen Entwicklungsprozesse im Neandertal setzen nicht nur früher ein als auf Gotland, sie verlaufen darüber hinaus auch mit verstärkter Intensität (II. 4.5.2). Damit herrschen offensichtlich im Neandertal zumindest für die Initialphase der Entwicklung des interspezifischen Multibeziehungs-systems günstigere Bedingungen als am natürlichen Standort der xerophilen Flechtengesellschaft auf der Karstalvar von Gotland oder im Labor.

##### **II. 5.4.1.1 Umweltbelastung**

Die Kulturergebnisse scheinen aus verschiedenen Gründen zunächst verwunderlich. Im Vergleich zum natürlichen Standort auf Gotland kann das Untersuchungsgebiet im Neandertal durch seine Stadtnähe als umweltbelastetes Gebiet angesehen werden, während die Karstalvar auf Gotland weitgehend frei von Umweltbelastungen ist. Für die Kulturversuche im Labor kann dieser Aspekt vollständig vernachlässigt werden. Dennoch ist die Luftverschmutzung im Neandertal nicht so stark, als dass sie prinzipiell einen natürlichen Flechtenbewuchs im Gelände verhindern würde. So findet man hier zahlreiche Arten der Gattung *Cladonia* und *Usnea* sowie gering empfindliche epiphytische Flechtenarten der Gattung *Hypogymnia* und *Parmelia* (*Parmelia caperata*) neben einer reichen terrestrischen und epiphytischen Moosvegetation. Im Vergleich zu höheren Pflanzen zeigen Flechten in ihrer Reaktion auf ihre Umgebung eine Reihe von Besonderheiten. Auch wenn der besondere Charakter der Flechten als Symbiose-

organismus Pilz und Alge ermöglicht sich an Extrembedingungen erfolgreich zu adaptieren und damit eine Dominanz an arktisch-alpinen Standorten zu erreichen, zeigen sie andererseits aber auch eine extreme Empfindlichkeit gegenüber Schadstoffbelastungen (Hawksworth 1971, 1973a; Kostner & Lange 1986; Nimis et al. 1990; Wirth 1988; Wirth & Oberhollenzer 1991). Beide Eigenschaften liegen in der Natur der Symbiose begründet. Sie ermöglicht Variabilität und Anpassung, ist aber auch in ihrem Gleichgewicht und ihrer inneren Steuerung äußerst empfindlich. Diese besonderen Eigenschaften der Flechten haben dazu geführt, dass viele Arten in den letzten hundert Jahren unter dem Einfluss von Umweltverschmutzungen in ihrer Verbreitung stark zurückgegangen sind (Nylander 1866; Sernander 1926). Der Zusammenhang zwischen Schadstoffbelastung und Flechtenrückgang wurde in zahlreichen Studien dokumentiert (Klement 1966; Kirschbaum et al. 1974; Margot 1972; Thiele 1974; Türk et al. 1974, Wirth 1976, 1987). Durch Maßnahmen des Emissionsschutzes hat sich in den letzten zwanzig Jahren die Luftqualität in Bezug auf einige Schadstoffe deutlich verbessert. Dennoch reichen die geringeren, aber weit verbreiteten Schadstoffmengen aus, extrem empfindliche Flechtenarten auch in ihren letzten Refugien zu gefährden (Jacobsen 1992; John 1990; Schöller 1992; Wirth 1987). Andererseits führt eine Verringerung der Gesamtbelastung zu einer Rückwanderung von wenig- bis mittelempfindlichen Flechtenarten in den Ballungsräumen. Diese Erscheinung ist in den westeuropäischen Ländern gut zu beobachten (Hafellner & Grill 1980; Kandler & Poelt 1984; Kirschbaum & Steubing 1987; Rabe & Wiegel 1985; Seaward & Letrouit-Galinou 1991). Negative Einflüsse können durch besonders günstige mikroklimatische Faktoren kompensiert werden (Kostner & Lange 1986). So stellte Jahns (1982) fest, dass eine optimale Wasserversorgung bis zu einem bestimmten Grad eine Schädigung durch Luftverschmutzung ausgleichen kann. Die Neubesiedlung wird durch ein feucht-ozeanisches Klima gefördert. Auch die wenigen Refugialräume in Deutschland zeichnen sich durch ein optimales feuchteres Klima aus (Canters et al. 1991; Schöller 1991). Neuere unveröffentlichte Beobachtungen im Düsseldorfer Raum haben gezeigt, dass auch hier Flechten zurückwandern. Dabei handelt es sich zunächst um wenige Arten von Blattflechten, die hinsichtlich der Schadstofftoleranz als unempfindlich gelten. Es liegt nahe, dass die noch bestehende Schadstoffbelastung nur die Ansiedlung und Differenzierung dieser Arten zulässt. Die Flechten sind aber nicht nur auf eine gute Luftqualität angewiesen. Eine erfolgreiche Rekolonialisierung wird multifaktoriell beeinflusst. Weitere Faktoren, wie geeignetes Substrat und ideales Mikroklima mit hoher Luftfeuchtigkeit sind ebenso notwendig (Jahns 1984; Jahns & Ott 1983; Kappen 1986, 1988; Ott 1989; Ried 1960; Schöller & Jahns 1992). Diese Voraussetzungen sind aber insbesondere im urbanen Bereich nur sehr kleinräumig gegeben. Geeignete unvernetzte kleinflächige Standorte zu erreichen, ist für Flechten nicht einfach zu bewältigen. Ihre Verbreitung erfolgt entweder über Ascosporen oder aber durch vegetative Diasporen. Während die vegetativen Diasporen für eine Fernverbreitung aufgrund ihrer Größe und ihres Gewichts weniger geeignet sind (Wirth 1972; Jahns & Fritzier 1982), sind die Ascosporen zwar leicht, müssen aber bei einer Neuansiedlung nicht nur

auf das geeignete Substrat treffen, sondern darüber hinaus auch noch den passenden Algenpartner für die Relichenisierung vorfinden. Da die letzten Refugialräume seltener Arten von den Ballungsgebieten weit entfernt liegen, ist eine Einwanderung dieser Flechten zunächst nicht zu erwarten, auch wenn gegebenenfalls der Grad der Umweltverschmutzung ihre Ansiedlung und Entwicklung bereits erlauben würde.

Dass die Umweltbelastung im Neandertal stark zurückgegangen sein muss, deuten erste erfolgreiche Ansiedlungsversuche mit hoch empfindlichen Flechtenvertretern an. So konnte die Makroflechte *Lobaria pulmonaria*, die als hoch empfindlich gegenüber Schadstoffbelastungen einzustufen ist, erfolgreich im Neandertal angesiedelt werden (Brumberg 2000). *L. pulmonaria* gehört zu den Flechten, die sehr sensibel auf den Einfluss von Schwefeldioxid reagieren. Schon geringe Konzentrationen führen zu irreversiblen Schädigungen des Fotosyntheseapparates (Nash 1976) und zur Beeinträchtigung weiterer physiologischer Prozesse wie z.B. der eigenen Stickstofffixierung in ihren internen Cephalodien. Während in den Transplantationsversuchen mit *Lobaria* einige der Exponate degenerieren, zeigen andere ein intensives Wachstum. Zwar sterben die meisten transplantierten Thalli nach einem Jahr ab, die auswachsenden Regenerationsstrukturen können sich aber anheften und neue Thalli entwickeln. Mikroklima und Umweltbelastung ermöglichen hier also das Wachstum der hochempfindlichen Makroflechte *L. pulmonaria*. Der noch vorhandene Grad der Luftverschmutzung erlaubt die Neuansiedlung auch empfindlicher Arten. Natürlich wird der erfolgreiche Aufbau einer Dauerpopulation von *L. pulmonaria* von einem Faktoren-komplex beeinflusst, unter denen Mikroklima, Fraßfeinde und Konkurrenz von besonderer Bedeutung sind. Dieser Aspekt soll aber an dieser Stelle nicht weiter ausgeführt werden.

Wenn sich auch die Luftqualität im Neandertal verbessert hat, kann dennoch postuliert werden, dass die prinzipielle Belastung hier im Stadt nahen Gebiet größer ist als auf der Karstalvar auf Gotland. Dennoch verlaufen die initialen Entwicklungsprozesse, die zum Aufbau des Multibeziehungssystems der xerophilen Flechtengesellschaft führen, im Neandertal intensiver. So können offensichtlich hier besonders günstige meso- und mikroklimatische Faktoren die negativen Einflüsse der Umweltbelastungen kompensieren, wie es bereits für andere Untersuchungen beschrieben wurde (Jahns 1982). Auch wenn im Rahmen dieser Arbeit keine eigenen mikroklimatischen Messungen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten durchgeführt worden sind, kann auf ausreichend genügend Datenmaterial aus vorherigen Untersuchungen zurückgegriffen werden, um die einzelnen Standorte hinreichend meso- und mikroklimatisch zu charakterisieren und zu vergleichen (Ott et al. 1996; Niehaus unveröffentlicht).

#### **II. 5.4.1.2 Meso- und mikroklimatische Faktoren**

Das Vorkommen und die Entwicklung vieler Flechtenarten ist direkt mit dem Mikroklima korreliert, wobei die Ansprüche verschiedener Arten stark variieren und sehr spezifisch sein können (Canters et al. 1991; Jahns & Fritzler 1982; Kershaw & Larson 1974; Lange 1969; Ott 1987a; Ott & Scheidegger 1992). Eine detaillierte

Beschreibung der Untersuchungsgebiete mit der Charakterisierung der vorliegenden klimatischen Verhältnisse erfolgte bereits in Kapitel II.3. Die Witterung im Neandertal ist feucht temperiert mit relativ kühlen, feuchten Sommern und milden Wintern. Die für die Kulturversuche ausgewählte Versuchsfläche ist durch eine feste Kalkgesteinsohle charakterisiert, die das Wasser nur langsam versickern lässt. Auf nur ca. 40 Metern Breite steigt das Gelände in drei steilen, meist senkrechten Stufen um ca. 55m an (II. 3.2). Aus dem Gestein dieser Felswand tritt zusätzlich zum Niederschlag Sickerwasser aus. Durch die Steilheit und Höhe des Hanges ist eine direkte Sonneneinstrahlung selten. Als Folge der schattigen Exposition und der schlecht drainierten Kalkflächen ist dieser Bereich des Geländes durchgehend sehr feucht, was sich auch in einer kontinuierlichen Luftfeuchte bemerkbar macht. Klimatisch ist das Gelände damit besonders für Kryptogamenbewuchs sehr günstig. Die hier vorherrschende klimatische Situation zeigt eindeutig, dass für die Entwicklungsprozesse der xerophilen Flechtengesellschaft der Faktor der Wasserverfügbarkeit im Neandertal nicht limitierend ist. Wie schon mehrfach erwähnt, ist besonders die ausgewogene Wasserversorgung für Flechten nicht nur während der Jugendentwicklung von großer Wichtigkeit, sie beeinflusst prinzipiell allgemeine Wachstums- und Differenzierungsprozesse (Ott 1987b; Schuster 1985). Damit ist es nicht verwunderlich, dass in den Kulturexperimenten im Neandertal im Vergleich zu Gotland verstärkte Wachstumsprozesse einsetzen. Die günstigere Wasserversorgung fördert hier die initialen Entwicklungsschritte für die Ausbildung des Interaktionskomplexes der xerophilen Flechtengesellschaft.

Auf Gotland dagegen herrschen besonders hinsichtlich der Wasserverfügbarkeit andere Verhältnisse. Das Klima ist durch eine besondere Kombination exogener Faktoren charakterisiert. Die Kombination dieser exogenen Bedingungen beeinflusst die Besiedlung durch Flechten, Moose und Phanerogamen. Der Standort, an dem die xerophile Flechtengesellschaft wächst, zeichnet sich durch ein extremes Strahlungsklima mit großen täglichen Temperaturunterschieden aus. In den Sommermonaten treten regelmäßig Trockenzeiten auf. In dieser ariden Umgebung ist die Verfügbarkeit von Wasser für die Fotosynthese und damit auch für die allgemeinen Wachstumsprozesse der Flechten der limitierende Faktor. Die Austrocknung wird durch häufige starke Winde im Frühling und Sommer gefördert. Untersuchungen von Elders (1991) haben gezeigt, dass bei bestimmten Wetterlagen Taufall an den untersuchten Kleinstandorten stark eingeschränkt ist. Aufgrund der Wärmeleitung aus dem Gestein kann während der Nacht keine Taubildung an den untersuchten Flechten erfolgen, so dass Taufall als mögliche zusätzliche Wasserquelle keine große Rolle spielen kann.

Wenn auch die feuchten Bedingungen im Neandertal für die initialen Entwicklungsprozesse der Ausbildung des Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft offensichtlich besonders günstig sind, scheint das Gesamtsystem langfristig weniger stabil zu sein, da frühzeitig destabilisierende Degenerationsprozesse einsetzen. Zusätzlich gibt es zwischen verschiedenen Flechtenpartnern Hinweise auf parasitisches Wachstumsverhalten (II. 5.3.2.2, II. 5.3.2.3). Möglicherweise sind die Bedingungen im Neandertal für die weitere Ausdifferenzierung des Multibeziehungssystems und für die

stabile Etablierung weniger optimal als für die Initialphase. Von großer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang die Erkenntnis, dass während der Ontogenie einer Flechte unterschiedliche Stadien der Jugendentwicklung verschiedene Anforderungen an das Mikroklima stellen (Schuster 1985). So zeigte Schuster (1985), dass die Anheftung von vegetativen Diasporen und das erste Auswachsen von Hyphen durch eine hohe konstante Feuchtigkeit entscheidend gefördert wurden. Für weitere morphogenetische Differenzierungsschritte müssen dagegen unbedingt regelmäßige Trockenphasen eintreten (Bertsch & Butin 1967; Schuster 1985; Ott 1987b; Jahns 1993). In Kulturversuchen im Freiland führte beispielsweise eine zu hohe Feuchtigkeit bei verschiedenen Flechten zu einer lockereren Rindenstruktur (Schuster 1985). Diese Erkenntnisse konnten auch mit Kulturversuchen im Labor bestätigt werden (Jahns 1993; Klöckner 1998). So zeigt sich auch hier, dass längere Trockenphasen für allgemeine Differenzierungsprozesse bei verschiedenen Flechten unbedingt notwendig sind. Die Flechte *Cladonia pyxidata* beispielsweise entwickelt bei langen Feucht- mit nur kurzen Trockenphasen kein geschlossenes Abschlussgewebe. Noch auffälliger war der Einfluss der feuchten Wachstumsbedingungen auf die Rhizinenbildung von *Parmelia saxatilis*. In der Regel bestehen diese Rhizinen ausschließlich aus Pilzhyphen in einer kompakten Anordnung, die sich erst bei Kontakt mit dem Substrat in einzelne Hyphenbüschel aufspalten und verankern (Jahns 1984). In Kulturversuchen mit langen Trockenphasen zeigte sich ein identisches Bild, während sich bei längeren Feuchtphasen die Struktur der Rhizinen vorzeitig auflöst und auf dem Substrat ein lockerer Hyphenteppich gebildet wird. Kompakte Pilzgewebe entstehen also nur bei ausreichenden Trockenphasen.

Wenn auch die hier dargestellten Ergebnisse den Einfluss der Feuchtigkeit auf den Differenzierungsprozess einer einzelnen Flechte beschreibt, so liegt nahe, dass auch in der Entstehung eines komplexen interaktiven Multibeziehungssystems wie der xerophilen Flechtengesellschaft Trockenphasen von Bedeutung sind. Am natürlichen Standort der Karstalvar treten aufgrund der xerothermen Bedingungen regelmäßig lange Trockenphasen auf. Die Arten der xerophilen Flechtengesellschaft konnten sich trotz der ariden Bedingungen an diesem Standort etablieren und haben mit ihrer besonderen Wachstumsstrategie ein spezielles Mikro-Ökosystem geschaffen. Hier herrscht ein Fließgleichgewicht zwischen den assoziierten Partnern, durch das beteiligte Individuen geschädigt, das gesamte System mit seinen beteiligten Arten aber gefördert wird. Durch ihre abwechselnde Schichtung von Blau- und Grünalgenflechten bildet sich ein stockwerkartiger Interaktionskomplex, in dem das ökologische Gleichgewicht zwischen den Symbionten und den einzelnen Flechtenarten letztlich stabil ist. Nur durch eine bestimmte Reihenfolge ihrer vertikalen Besiedlung kommt es zur optimalen Versorgung aller beteiligten Flechten mit dem limitierenden Faktor Wasser (Ott et al. 1997b). Damit haben sich nicht nur die einzelnen Arten der xerophilen Flechtengesellschaft optimal an die ariden Bedingungen adaptiert, sondern auch das ausdifferenzierte komplexe Interaktionssystem. Wenn sich das gesamte System an die speziellen klimatischen Verhältnisse auf Gotland angepasst hat, ist es ebenso wahrscheinlich, dass genau diese

Faktoren letztlich die Voraussetzung für die Entstehung der stabilen interspezifischen Interaktionsmuster darstellen. Die feuchten Bedingungen im Neandertal können zwar für die Initialphase der Wachstumsprozesse zunächst günstiger sein, die Flechtengesellschaft ist aber offensichtlich eher an aride Bedingungen angepasst, so dass man davon ausgehen muss, dass für die Entstehung eines stabilen Assoziationskomplexes gerade auch längere Trockenzeiten unbedingt notwendig sind. Die Folge ist eine in der Anfangsphase zunächst verstärkte Entwicklung des Assoziationsgefüges, die aber letztlich zur Ausbildung eines weniger stabilen und langlebigen Interaktionssystems führt, da möglicherweise die für die Entstehung notwendigen Trockenphasen nicht ausreichend sind.

#### **II. 5.4.1.3 Die artifiziellen Laborbedingungen**

So wie sich in allen Kulturexperimenten gezeigt hat, dass die Bedingungen im Neandertal für die initialen Differenzierungsprozesse der xerophilen Flechtengesellschaft besonders günstig sind, hat sich andererseits für die Kulturversuche im Labor herausarbeiten lassen, dass die hier herrschenden artifiziellen Bedingungen für die allgemeinen Entwicklungsprozesse offensichtlich vergleichsweise ungünstig sind. Spezifische Differenzierungsvorgänge zwischen den einzelnen Arten der xerophilen Flechtengesellschaft setzen häufig stark verzögert ein und verlaufen weniger intensiv, teilweise werden bestimmte Entwicklungsschritte, die unter den Kulturbedingungen im Freiland noch ausgebildet werden, im Labor nicht mehr vollzogen (II. 5.3.1 und II. 5.3.2). Mit den Kulturversuchen unter den artifiziellen Laborbedingungen in der Klimakammer sollte in erster Linie die Dynamik und das Potential der xerophilen Flechtengesellschaft ausgetestet werden. Eine vergleichende Gegenüberstellung einzelner Parameter mit denen im Freiland vorherrschenden Faktoren ist nicht möglich. Die Gesamtheit der in der Klimakammer vorherrschenden Bedingungen ist hoch artifiziell. So würde der Vergleich eines einzelnen Parameters wie beispielsweise der Wasserverfügbarkeit leicht zu irreführenden Interpretationen führen. Natürlich ist die Wasserverfügbarkeit im Neandertal höher als unter den Kulturbedingungen im Labor. Die in der Klimakammer angesetzten Kulturen werden zwar dreimal in der Woche intensiv mit Wasser besprüht, bis sie komplett durchnässt sind, trocknen innerhalb von drei bis vier Stunden aber wieder aus und bleiben im Anschluss für mindestens ein bis zwei weitere Tage trocken. So wird ein regelmäßiger Wechsel aus relativ langen Trocken- mit kurzen Feuchtigkeitsphasen geschaffen. Die Flechten sind in der Klimakammer hinsichtlich der Parameter Wasser, Temperatur und Licht standardisierten artifiziellen Bedingungen ausgesetzt (II. 2.2.2), wie sie sie im Freiland niemals zu bewältigen hätten. Damit dürfen die im Labor eingeschränkten Differenzierungsprozesse nicht alleine auf eine möglicherweise suboptimale Wasserverfügbarkeit zurückgeführt werden, sondern müssen immer vor dem Hintergrund des gesamten, im Labor herrschenden artifiziellen Faktorenkomplexes interpretiert werden. Die Korrelation zwischen dem Mikroklima und den allgemeinen Differenzierungs- und Wachstumsvorgängen ist bereits mehrfach angesprochen worden (Canters et al. 1991; Jahns &

Fritzler 1982; Jahns 1982, 1984; Kershaw & Larson 1974; Lange 1969; Ott 1987b; Ott & Schuster 1985; Scheidegger 1995). Damit ist verständlich, dass unter den suboptimalen Bedingungen in der Klimakammer die prinzipiellen Entwicklungsschritte verzögert einsetzen oder gar ausbleiben. Die Ergebnisse der in der Klimakammer durchgeführten Experimente geben nicht nur Hinweise auf die Adaptionsfähigkeit, sondern insbesondere auf das Potential, mit welchem jeder einzelne Flechtenvertreter der xerophilen Flechtengesellschaft zur Entstehung des interspezifischen Multibeziehungssystems beiträgt.

#### **II. 5.4.1.4 Konkurrenz**

Der negative Einfluss auf die Stabilität des Multibeziehungssystems im Neandertal durch zu lange Feuchtigkeitsphasen kann letztlich nur postuliert werden. Dagegen spielt der Faktor der interspezifischen Konkurrenz für den langfristigen Entwicklungsvorteil und die erfolgreiche stabile Etablierung der xerophilen Flechtengesellschaft im Neandertal eine bedeutende Rolle. Unter Konkurrenz versteht man nach Milne (1961) die Inanspruchnahme von in eingeschränkter Anzahl, Menge und Qualität vorhandenen Ressourcen und Requisiten durch Individuen einer Art (intraspezifisch) oder zweier bis mehrerer Arten (interspezifisch). Geraten spezielle Ressourcen wie Raum und Nahrung (Nährelemente, Nährstoffe) oder Requisiten ins Minimum, kann Konkurrenz entstehen. So entwickeln beispielsweise Pflanzen unterschiedliche Wachstumsstrategien, um die Raumkonkurrenz zu reduzieren.

Auf der ostschwedischen Insel Gotland findet man waldlose Kalkheidegebiete mit nackten, kaum verwitterten Kalkplatten. Hier sind die Kryptogamen ein wichtiger Bestandteil der auftretenden Kalktrockenrasengesellschaften. Sie besiedeln als Pioniere das Gestein und Rohböden und schaffen damit erst die Voraussetzung für die Ansiedlung höherer Pflanzen. Kalkbewohnende Flechtenarten wie die xerophile Flechtengesellschaft können das Gestein zersetzen und tragen so zur Verwitterung bei. Es entstehen winzige Löcher und Spalten, in denen sich Feinhumus ansammelt, auf dem sich weitere Flechtenarten und auch Moose ansiedeln können. Mit zunehmender Feinerdeanreicherung durch Gesteinsverwitterung und Humusanreicherung durch Biomassezersetzung vergrößert sich der Anteil der Phanerogamen gegenüber den Kryptogamen. In den konkaven Depressionen der Kalkfelsplatten können große angesiedelte Moospolster durch Winde zusammen geschoben werden. Voraussetzung ist, dass die starken Winde auch in der bodennahen Schicht zur Geltung kommen und nicht durch in Spalten wachsende Gebüschvegetation abgeschirmt werden. Nach der Einstellung der Schafbeweidung auf dem Untersuchungsgelände vor ca. 15 Jahren hat die Verbuschung des Geländes zugenommen und dadurch zu einer abnehmenden Deflation von organischem und anorganischem Material geführt. Durch den Tritt der Weidetiere ist anorganisches und organisches Material in der Regel aufgelockert und zerkleinert worden, wodurch die Verwehungen und das Wegspülen dieser Materialien durch Regenfälle begünstigt wurden. Gebiete mit offenen Kalkplatten und ihren Pionierbesiedlern wie den Blaualgen, Flechten und Moosen nehmen daher ab. Dennoch

verläuft die Sukzession der Karstalvargebiete zu großflächigen Kiesalvar-, Trockenrasen- oder Kiefernwaldvegetationen nur sehr langsam. Die Humusanreicherung und oberflächliche Gesteinsverwitterung (Bodenbildung) wurden in den letzten Jahrhunderten durch anthropozoogene Einflüsse immer wieder unterbrochen. Du Rietz (1930) spricht hier von einer Art Klimaxvegetation auf diesen Teilen der Alvar.

Durch die geologische Besonderheit der Karstalvar mit dem anstehenden Kalkgestein und durch die xerothermen Bedingungen stehen die felsbewohnenden Flechtengesellschaften mit ihrem Multibeziehungssystem vorerst außer jeglicher Raumkonkurrenz. Schnellwüchsige Phanerogamen können diesen Standort in diesem Stadium der Sukzession noch nicht besiedeln.

Das Neandertal dagegen wird durch ein atlantisch geprägtes Makroklima mit relativ geringen Temperaturschwankungen innerhalb des Jahres und ganzjährig relativ hohen Niederschlägen beeinflusst. Das in diesem Untersuchungsgebiet vorherrschende spezielle Mesoklima ist durch hohe Feuchtigkeit, mäßige Temperaturen, geringe Einstrahlung und geringe Luftaustauschraten geprägt. Die für die Kulturexperimente ausgesuchte Versuchsfläche liegt in einem besonders schattigen und feuchten Bereich des gesamten Untersuchungsgebietes mit geringer Lichtintensität. Dieses Mesoklima begünstigt das Wachstum von Blaualgen und schnellwüchsigen Moosen. Wenn auch die Entwicklung und Ansiedlung der xerophilen Flechtengesellschaft im Neandertal aufgrund der oben beschriebenen speziellen meso- und mikroklimatischen Bedingungen in der Anfangsphase sehr erfolgreich verläuft, sind es gerade diese Faktoren, die letztlich eine interspezifische Konkurrenz entstehen lassen. Es ist vorstellbar, dass die unter den klimatischen Bedingungen sich ebenfalls ansiedelnden Moospolster aufgrund ihrer Schnellwüchsigkeit um den Standort der xerophilen Flechtengesellschaft konkurrieren und die langsam wachsenden Krustenflechten verdrängt werden können. Schnellwüchsige Organismen wie Algen, Moose und Phanerogamen sind den langsam wachsenden Flechten überlegen.

So zeigte sich im Neandertal bei den Transplantationsversuchen mit *Lobaria pulmonaria* (vgl. II. 5.4.1.1), dass besonders in den Bereichen des Untersuchungsgebietes mit exzessiver Feuchtigkeit *Lobaria* und alle anderen hier wachsenden Flechten massiv mit einem schmierigen gallerthaltigen Gemisch aus Blaualgen überzogen werden. Die klimatischen Bedingungen auf dem Versuchsgelände sind entweder durch exzessive Feuchtigkeit oder extreme Trockenheit charakterisiert. Damit ist die ökologische Nische insbesondere für die Flechtenarten in der die Bedingungen einerseits nicht zu feucht und andererseits nicht zu trocken sein dürfen, extrem schmal. Diese nachteiligen Bedingungen sind ebenso für die Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft von Bedeutung. Auch die Gesteinsoberfläche überzieht sich im Verlauf der Kulturdauer massiv mit einem schmierigen Gallert-Blaualgengemisch, das auf die weitere Entwicklung der Flechten einen eher negativen Einfluss nimmt. Flechten sind durch ihr langsames Wachstum nur bedingt konkurrenzfähig. Die Folge ist, dass sie überwuchert werden, degenerieren und schließlich den Standort aufgeben müssen. Mit zunehmender Moosvegetation können sich andere Flechtenarten und schließlich

auch Phanerogamen ansiedeln. So kann seit der Einstellung des Kalkabbaus und der Stilllegung des Frauenhofer Steinbruchs vor ca. 50 Jahren eine ungestörte Sukzession beobachtet werden. Die steilen Abbaukanten im Süden des Geländes zeigen erste Verwitterungsprozesse, so dass neue Spalten, Grate und Schotterflächen entstehen. Die Abraumhalde im Norden des Geländes ist bereits wieder bewaldet. Neben gefährdeten Pflanzengesellschaften (z.B. Hirschezungen-Ahorn-Eschen-Schluchtwald, seltenen Farn-gesellschaften der Mauerraute und des Blasenfarns) konnte sich eine üppige Kryptogamenflora entwickeln (Richter & Lösch 1999). Das System der xerophilen Flechtengesellschaft unterliegt im Neandertal einem zu schnellen Sukzessionsprozess, als dass es auf Dauer der Standort erfolgreich behaupten und sich hier zu einem stabilen Multibeziehungs-systems entwickeln könnte.

## II. 5.5 Der Einfluss der Jahreszeiten auf den Kulturverlauf

Schon in früheren Untersuchungen konnte beobachtet werden, dass auch die Jahreszeit für die Aussaat von Kulturproben im Freiland einen entscheidenden Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Flechten nehmen kann (Ott 1987b; Schuster 1985). Für eine Mehrheit der Flechten im ozeanischen Klimabereich ist eine Aussaat der Proben im Herbst besonders günstig. Primäre Entwicklungsschritte wurden gefördert und konnten in kürzerer Zeit ausdifferenziert werden. Die Soredien und Sporen von *Hypogymnia physodes* entwickeln sich unter ozeanischem Einfluss bei einer Aussaat im November wesentlich schneller als bei entsprechender Aussaat im Februar. Die Winterbedingungen regen offensichtlich das Wachstum der vegetativen Diasporen und Ascosporen an. Bei einer Aussaat im November können die Flechten nahezu sechs Monate Entwicklungszeit mit relativ hoher Feuchtigkeit ausnutzen, bevor die starke Einstrahlung und Trockenheit der Sommermonate einsetzt (Ott 1987b). Dennoch wurde durch eine spätere Aussaat (im Februar) nicht die generelle erfolgreiche Besiedlung des Standortes durch die Flechte verhindert. Die Soredien oder Jugendstadien wurden unter den ungünstigeren Bedingungen nicht zerstört, ihr Wachstum war lediglich verzögert.

Dennoch dürfen diese Beobachtungen nicht generell verallgemeinert werden. Der Einfluss der Jahreszeit auf bestimmte Differenzierungsprozesse bei Flechten scheint vielmehr artspezifisch determiniert zu sein. So ist in Kulturversuchen mit verschiedenen Diasporen der Flechtenarten *Parmelia sulcata*, *Physcia tenella* und *Xanthoria parietina* festgestellt worden, dass bei diesen Flechten der Zeitpunkt der Aussaat offensichtlich keinen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit ihrer Jugendentwicklung genommen hat (Ott 1987b).

In den Kulturversuchen mit der xerophilen Flechtengesellschaft haben sich ebenfalls jahreszeitliche Einflüsse auf die Entwicklungsgeschwindigkeit bestimmter Differenzierungsprozesse bemerkbar gemacht (II. 4.5.1). Stichproben der im Frühjahr ausgesetzten Kulturversuche zeigten im Vergleich zu den im Herbst ausgesetzten Proben einen allgemein verzögerten Entwicklungsverlauf. Prinzipiell wurden aber die gleichen Differenzierungsschritte ausgebildet, so dass in der Folge nur die im Herbst angesetzten Kulturen weiter ausgewertet wurden. Damit sind offensichtlich die in den

Wintermonaten vorherrschenden klimatischen Bedingungen für die initialen Wachstumsprozesse zwischen den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft günstiger als in den Sommermonaten. Besonders deutlich zeichnet sich der Entwicklungsvorteil in den Stichproben der Herbstkulturen gegenüber den im Frühjahr angesetzten Proben von Gotland ab. Das xerotherme Klima in den Sommermonaten auf der Karstalvar ist durch extreme Einstrahlung und Trockenheit geprägt. Die für die Wachstumsprozesse notwendige Wasserverfügbarkeit ist für die im Frühjahr (April) angesetzten Kulturproben gering. Nach kurzer Vegetationszeit stellen sich schon die für die weiteren Entwicklungsprozesse eher ungünstigen Bedingungen der Sommermonate ein. Die im Herbst (September) angesetzten Kulturproben entwickeln sich in die Wintermonate hinein, in denen die Wasserverfügbarkeit offensichtlich günstiger ist. In den Kulturversuchen vom Neandertal zeichnet sich diese Tendenz nicht ganz so deutlich ab. Durch die im Neandertal vorherrschende klimatische Situation steht den Flechten auch zum Sommer genügend Wasser für entsprechende Wachstumsprozesse zur Verfügung (II. 5.4.1.2).

## **II. 5.6 Die Dynamik und Plastizität, das Potential und die Etablierung der xerophilen Flechtengesellschaft**

Die Ergebnisse der Kulturexperimente mit einigen ausgewählten Flechtenvertretern der xerophilen Flechtengesellschaft verdeutlichen den Grad der Flexibilität und Dynamik, mit dem die charakteristischen interspezifischen Interaktionsmuster zwischen den verschiedenen Arten ausgebildet werden können. Auch unter den Kulturbedingungen differenziert sich ein komplexes Multibeziehungssystem. Mit der Auswahl der verschiedenen Untersuchungsgebiete im Freiland und dem Versuchsansatz unter standardisierten artifiziellen Kulturbedingungen in der Klimakammer ist darüber hinaus besonders das Potential des Gesamtsystems mit seinen beteiligten Flechtenarten deutlich geworden.

In den Kulturversuchen sind die Differenzierungsprozesse jedes einzelnen Flechtenvertreters der xerophilen Flechtengesellschaft durch Flexibilität und Anpassungsfähigkeit charakterisiert. So können bestimmte allgemeine Differenzierungsprozesse in allen Kulturansätzen beobachtet werden. Auch die Ausbildung der interspezifischen Reaktionsmuster zwischen zweien oder mehreren Interaktionspartnern ist durch einen hohen Grad an Plastizität geprägt. Die beteiligten Arten zeigen, dass sie in gradueller Abstufung dynamisch auf unterschiedliche Kulturbedingungen reagieren können und damit die Ausdifferenzierung des Multibeziehungssystems sicherstellen. Besonders der Grad der Flexibilität und Dynamik ist für die Entstehung und Etablierung des Multibeziehungssystems von besonderem Vorteil.

Beobachtungen zur Ontogenie einer Flechte am natürlichen Standort zeigen eine deutlich geringere Plastizität. Die Reihenfolge der einzelnen Entwicklungsschritte zur Ausbildung eines funktionstüchtigen Flechtenthallus ist zum großen Teil obligatorisch (Schuster 1985; Ott 1987b). So bedingen sich bestimmte Entwicklungsphasen gegenseitig und müssen in einer festen Abfolge ausdifferenziert werden. Wird ein bestimmtes

Entwicklungsstadium nicht vollzogen, kann die nächste Entwicklungsstufe nicht erreicht werden. Es ist bekannt, dass unterschiedliche Differenzierungsstadien in der Jugendentwicklung einer Flechte verschiedene Anforderungen an das Mikroklima stellen (Schuster 1985). So benötigen beispielsweise vegetative Diasporen für ihren ersten Entwicklungsschritt, dem Auswachsen der Pilzhyphen, eine konstante Feuchtigkeit. Herrschen in dieser Entwicklungsphase ungünstige Bedingungen ist es wahrscheinlich, dass aufgrund der mangelnden Flexibilität der Flechte weitere Differenzierungsschritte nicht oder nur fehlerhaft einsetzen. Damit besteht auf der Ebene der Ontogenie ein hoch sensibles System, das nur dann funktioniert, wenn in der Kombination mit günstigen klimatischen Faktoren die feste Reihenfolge der Entwicklungsschritte eingehalten werden kann.

Die Ausbildung des Multibeziehungssystems zwischen den beteiligten Arten ist dagegen durch hohe Flexibilität geprägt. Es gibt hier keine fest definierte Abfolge spezifisch aufeinander folgender Entwicklungsprozesse, die sich gegenseitig voraussetzen. So entwickeln sich in den Kulturversuchen auf vielfältige Weise die charakteristischen interspezifischen Interaktionsmuster zwischen den beteiligten Flechtenpartnern unabhängig voneinander und führen zum funktionstüchtigen Gesamtsystem. Diese Dynamik im Entstehungsprozess eines solchen komplexen Systems stellt einen enormen Besiedlungsvorteil dar. Er gewährleistet die Standortbehauptung trotz unterschiedlicher Bedingungen.

In den verschiedenen Kulturversuchen zeigte die xerophile Flechtengesellschaft ein hohes Potential, sich an unterschiedliche Bedingungen anpassen zu können und die für sie charakteristischen Differenzierungsprozesse zu vollziehen. Ein derartiges Adaptionspotential unterstützt nicht nur die Ausdifferenzierung des funktionstüchtigen Gesamtsystems, sondern garantiert auch seine stabile Etablierung als eigenständiges Miniatur-Ökosystem.

### III. Die Komplexität der inter- und intraspezifischen Interaktionen im Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

#### III. 1. Einleitung

Biologische Gemeinschaften werden durch komplexe interspezifische Interaktionsmuster zwischen den beteiligten Assoziationspartnern geprägt. In einer Flechtengesellschaft sind zusätzlich intraspezifische Interaktionen der beteiligten Symbionten von großer Bedeutung. Die Art und Intensität dieser Kontakte wird einerseits durch die besonderen Eigenschaften der beteiligten Symbionten, andererseits auch von den am natürlichen Habitat vorherrschenden Standortfaktoren geprägt.

Auf der ostschwedischen Insel Gotland in der Baltischen See findet man waldlose Kalkheidegebiete mit nackten, kaum verwitterten anstehenden Felsplatten aus silurischem Kalkgestein, die Karstalvar. Mit zunehmender Gesteinszersetzung und Verwitterung verändern sich die Bodenverhältnisse, so dass sich in den entstehenden winzigen Löchern und Spalten Feinhumus aus Gesteinspartikeln und abgestorbenem organischen Material ansammelt und damit sukzessiv zur Bildung der typischen Kiesalvar führt. Hier können sich andere Moos- und Flechtenarten ansiedeln als auf der Karstalvar. Das charakteristische Vegetationsbild der Kiesalvar wird dominierend durch die Vertreter der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ geprägt.

Das spezielle Klima der Alvargebiete und die besondere Kombination der exogenen Faktoren machen die Kiesalvar zum Extremstandort. Direkte Lichteinstrahlung, hohe Temperaturunterschiede im Tages- und Jahresverlauf und periodische, z. T. lang andauernde Trockenheit sind Faktoren, die für den Lebensraum der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ charakteristisch sind und entsprechende Anpassungen erfordern.

Im Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ werden zwischen den einzelnen Flechtenvertretern vielseitige komplexe inter- und intraspezifische Interaktionsmuster beobachtet (Ott et al. 1995; de Vera 2000). Die wichtigsten Vertreter dieser Flechtengemeinschaft sind die Arten *Fulgensia bracteata* und *Fulgensia fulgens*, *Toninia sedifolia* (*caeruleonigricans*), *Squamarina cartilaginea*, *Psora decipiens* und *Lecidea lurida*. Die beiden Arten der Gattung *Fulgensia* nehmen innerhalb dieser Flechtengemeinschaft eine dominante Position ein, was auf eine besondere Anpassungsstrategie an die am Standort vorherrschenden Bedingungen hinweist. So werden von ihnen alle an dieser Assoziation beteiligten Flechtenarten überwachsen (de Vera 2000). Die hierbei entstehenden Kontakte und sich entwickelnden Interaktionen zeigen graduelle Abstufungen von Parasitismus. Poelt und Doppelbauer (1956, 1958) unterscheiden verschiedene Formen von Parasitismus: Jugendparasitismus, Holo- oder Vollparasitismus sowie den Gelegenheitsparasitismus. Die zwischen den verschiedenen Arten ausgebildeten Formen des Kontaktes geben Hinweise darauf, dass der Mycobiont innerhalb der Gattung *Fulgensia* und insbesondere der Mycobiont von *F. bracteata*

potentiell die Algenpartner der von ihm parasitierten Flechten übernehmen kann (Ott et al. 1995). Von besonderer Bedeutung ist in diesem Zusammenhang die in früheren Arbeiten gemachte Beobachtung, dass Ascosporen von *F. bracteata* auf Thalli der Flechte *T. sedifolia* auskeimen und die Hyphen nach Eindringen in den Fremdthallus Kontakt mit dem dort assoziierten Photobionten aufnehmen können. Die Infektion des *Toninia* Thallus durch den Mycobionten von *F. bracteata* kann durch die chemische Analyse der sekundären Inhaltsstoffe eindeutig belegt werden. Infizierte Thalli von *T. sedifolia* enthalten die für die Gattung *Fulgensia* charakteristischen Flechteninhaltsstoffe Emodin und Parietin (Ott et al. 1995). Der sich nach der Infektion anschließende Lichenisierungsprozess führt zur Ausdifferenzierung eines für *F. bracteata* charakteristischen Flechtenthallus. Hieraus ergibt sich die Frage nach der Selektivität des Mycobionten hinsichtlich der Wahl des passenden Photobionten sowie der Kompatibilität der potentiellen Symbiosepartner zueinander. Die Selektivität beschreibt das bevorzugte Interagieren zweier Bionten, wobei prinzipiell beide Partner über das Potential verfügen auch mit anderen Partnern einen Symbiosekontakt auf zu nehmen (Galun 1988). Dagegen wird der Grad der Kompatibilität zweier potentieller Partner den Erkennungsprozess maßgeblich beeinflussen, welcher die unabdingbare Voraussetzung eines erfolgreichen Lichenisierungsprozesses darstellt. Molekularbiologische Untersuchungen ergeben, dass die Mycobionten zahlreicher Flechtenarten hinsichtlich ihrer Selektivität in der Photobiontenwahl klare Unterschiede zeigen sowohl auf dem Art- als auch auf dem Gattungsniveau (Piercey-Normore & de Priest 2001; Helms et al. 2001; Beck et al 2002; Brinkmann 2002; Romeike et al. 2002). So zeigen die Mycobionten der foliosen Arten der Physciaceae (*Physcia*, *Physconia*, *Phaeophyscia*) und der Cladoniaceae eine hohe Selektivität in der Wahl ihrer Photobionten (De Priest 2000; Helms et al. 2001). Die Untersuchungen an einer Population von *F. fulgida* in Südfrankreich weisen ebenfalls auf eine hohe Selektivität des Mycobionten innerhalb der Gattung *Fulgensia* hin (Beck et al 2002). Diese Untersuchungen sind für die hier vorliegende Arbeit von besonderer Bedeutung gewesen, da mit ihnen bereits verschiedene Vertreter der „Bunten Erdflechtengesellschaft“, wenn auch von einem anderen Standort, hinsichtlich ihrer Photobiontenzusammensetzung analysiert worden sind. Dagegen zeigt der Mycobiont zweier Arten der Gattung *Umbilicaria* eine geringere Selektivität gegenüber dem fotosynthesierenden Partner (Brinkmann 2002; Romeike et al. 2002).

Dass es multiple, in ihrer Intensität stark abgestufte Kontakte der Bionten innerhalb einer einzigen Flechtenart geben kann, ist bekannt, aber die zellulären und molekularen Mechanismen der Partnererkennung und folglich der Selektivität der Partner während des Erkennungsprozesses sind in noch keiner Weise verstanden (Bubrick et al 1985, Galun 1988; Tschermak-Woess 1988; Friedl & Rokitta 1997; Beck et al. 1998; Rambold et al. 1998; Helms et al. 2001). Über die Mechanismen der Partnerfindung liegen z. Z. noch keine fundierten Ergebnisse vor. Aus den wenigen Untersuchungen haben sich bisher nur vage Hinweise auf eine mögliche Rolle von Lectinen im Erkennungsprozess ergeben (Molina & Vicente 1995; Lehr et al. 2000). Diese Proteine

sind dadurch charakterisiert, dass sie spezifische Bindungsstellen für Kohlenhydrate besitzen. Ihre Funktion in der Zell-Zell-Erkennung bei der Rhizobium-Leguminosen Symbiose konnte nachgewiesen werden (Diaz et al. 1989). Lectine, die aus verschiedenen Flechten isoliert wurden, unterschieden im Laborversuch zwischen kompatiblen und inkompatiblen Photobionten (Bubrick et al. 1985; Galun & Kardish 1995; Kardish et al. 1991). Damit liegt nahe, dass sie auch für die Flechtensymbiose eine Erkennungsfunktion zwischen den beteiligten Bionten ausüben können.

Ebenso wird die Beteiligung von Polysacchariden und Phytohormonen im Erkennungsprozess zwischen den Bionten einer Flechtensymbiose diskutiert (Epstein et al. 1986; Schieleit 1997; Schieleit & Ott 1996; Ott et al. 2000b). In höheren Pflanzen lenken Phytohormone den geregelten Ablauf von Wachstums-, Differenzierungs- und Stoffwechselprozessen (Abels et al. 1992; Davies 1995; Mattoo & Suttle 1991). Ihre chemische Struktur und biologische Funktion ist gut untersucht. Dagegen ist der Kenntnisstand über biologisch wirksame Substanzen mit Steuerungsfunktion bei niederen Organismen wie Algen und Pilzen relativ gering. Auch in symbiotischen Verbindungen spielen Phytohormone eine bedeutende Rolle. So wird die Mykorrhiza-Symbiose durch Phytohormone geregelt (Mascarenhas & Canary 1985; Rudawska 1982; Strzelczyk et al. 1993). Insbesondere das Cytokinin scheint das Wachstum und die Stoffwechselaktivität der Mykorrhiza-Pilze stark zu beeinflussen (Kampert & Strzelczyk 1989, Pokojnska et al. 1993). Rupp et al. (1989 a&b) konnten Ethylen in Mykorrhiza-Pilzen nachweisen und Vierheilig et al. (1994) schreiben dem Ethylen wichtige Funktionen bei der Morphogenese und Ausbildung der Mykorrhiza-Symbiose zu.

Damit liegt die Vermutung nahe, dass auch in der Flechtensymbiose Phytohormone eine wichtige Rolle spielen könnten. Diese Annahme wird von zahlreichen Forschern geteilt. Schon 1936 zog Leonian früh in Betracht, dass die Phytohormone auch bei der Regulation der komplexen Wechselwirkungen innerhalb der Flechtensymbiose maßgeblich beteiligt sein könnten. Dennoch haben die Vielzahl von theoretischen Erwägungen bisher nur zu wenigen konkreten Untersuchungen über Wirkung, Physiologie und Biochemie von Phytohormonen bei Flechten geführt. Ahmadjian und Mitarbeiter waren die ersten, die experimentell den Einfluss von Phytohormonen auf die Flechtenentwicklung untersuchten (Remmer et al. 1986). Insgesamt liegt zur Physiologie und Biochemie von Phytohormonen in Flechten nur eine geringe Anzahl von Veröffentlichungen vor (Epstein et al. 1986; Hartung & Gimmler 1994; Lurie & Garty 1991; Ott & Zwoch 1992; Schieleit et al. 1996; Ott et al. 2000). Auch sind die allgemeinen Erkenntnisse über die physiologischen Interaktionen zwischen den Bionten und über die Steuerung von Entwicklungsprozessen bei Flechten noch gering. In welcher Entwicklungsstufe des Mycobionten bzw. des Photobionten der Erkennungsmechanismus einsetzt und welcher Partner über das Ausmaß und den Verlauf der Symbiose entscheidet, ist noch ungeklärt.

In Resyntheseexperimenten versuchten Ahmadjian und Mitarbeiter Hinweise auf die für den erfolgreichen Lichenisierungsprozess zwischen Pilz und Alge verantwortlichen

Mechanismen zu erhalten (Ahmadjian et al. 1980; Ahmadjian & Jacobs 1981; Ahmadjian et al. 1983). Sie testeten, ob der Mycobiont von *Cladonia cristatella* mit jedem beliebigen Photobionten oder selektiv mit nur einem spezifisch angepassten Symbionten einen ausdifferenzierten Flechtenthallus bilden kann. Dazu bot er in seinen Versuchen dem Mycobionten verschiedene isolierte Photobionten und frei lebende nicht-lichenisierte Algen an (Ahmadjian & Jacobs 1983). *C. cristatella* bildete sowohl mit dem arteigenen Photobionten *Trebouxia erici* als auch mit anderen Arten der Gattung *Trebouxia* kleine Thallusschuppen oder aber weniger weit differenzierte Thallusvorstufen aus. Andere Photobionten derselben und auch weiterer Gattungen (*Myrmecia*, *Nostoc*, *Pseudochlorella* und *Trebouxia*) wurden ebenso wie die meisten freilebenden Algen parasitiert und abgetötet. Erfolgreiche Lichenisierungsreaktionen zeigten sich nur mit Photobionten der Gattung *Trebouxia*, wenn auch nicht alle Arten dieser Gattung kompatibel waren. Die Ergebnisse von Ahmadjian et al. (1980) gaben schon damals klare Hinweise, dass die gegenseitige Kompatibilität zweier potentieller Partner nicht alleine durch die Gattungszugehörigkeit definiert sein kann. Innerhalb der Gattung *Trebouxia* weisen die einzelnen Algen genetische Unterschiede auf, die scheinbar u. a. für den Erkennungs- und den anschließenden erfolgreichen Lichenisierungsprozess ausschlaggebend sein können. Heute wird die Gattung *Trebouxia* in der molekularen Systematik aufgrund ihrer genetischen Diversität in fünf Clades unterteilt (Helms et al. 2001). Ahmadjian zeigte in seinen Kulturversuchen vor dem Hintergrund der heutigen Erkenntnisse, dass sich der Mycobiont von *C. cristatella* hinsichtlich seiner Wahl des Photobionten auf Gattungsniveau selektiv verhielt. Heute bestätigen die molekularbiologischen Daten seine Beobachtungen. Wie bereits erwähnt wird für die Cladoniaceae die Assoziation zwischen Myco- und Photobionten als hoch selektiv beschrieben (Piercey-Normore & de Priest 2001).

Es gilt als unumstritten, dass eine herabgesetzte, geringere Selektivität des Mycobionten den erfolgreichen Lichenisierungsprozess erleichtert und dadurch die Besiedlung und Behauptung eines Standortes durch eine Flechte leichter gewährleistet werden kann. Bei einer isolierten Verbreitung von Ascosporen bei sich generativ vermehrenden Flechten ist die erfolgreiche Relichenisierung ein notwendiger Prozess im Lebenszyklus. Für die Ausbildung eines funktionierenden mutualistischen Symbiosekontaktes müssen die auskeimenden Hyphen des Mycobionten nicht nur auf das geeignete Substrat treffen, sondern auch auf einen kompatiblen freilebenden oder bereits lichenisierten Algenpartner, um eine erfolgreiche Assoziation ausbilden zu können. Die Chance auf eine erfolgreiche Relichenisierung mit einem kompatiblen Algenpartner steigt, wenn der Mycobiont aufgrund herabgesetzter Selektivität zunächst in der Lage ist, eine temporäre Verbindung mit einem weniger passenden Photobionten einzugehen, und in dieser Assoziation überdauern kann (Ott 1987d). Auf diese Weise kann der Mycobiont für eine bestimmte Zeitspanne überleben und sich auf dem Substrat verbreiten. Es ist bekannt, dass der Mycobiont einer Flechte im Verlauf des Lebenszyklusses im lichenisierten Zustand mit unterschiedlichen Photobionten assoziiert sein kann (Friedl, 1987).

Dem Mycobionten wird damit im Lichenisierungsprozess eine dominante Rolle zugewiesen, die Funktion des Algenpartners wird dabei zunächst vernachlässigt. Der erfolgreiche Erkennungs- und Lichenisierungsprozess hängt aber nicht nur von dem Selektivitätsverhalten eines der beiden potentiellen Symbiosepartner ab, vielmehr ist auch die Kompatibilität beider Bionten zueinander ausschlaggebend.

Das Selektivitätsverhalten eines Mycobionten könnte letztlich auch die Folge einer Anpassung an die zur Verfügung stehenden Photobionten eines Standortes sein. Ist die Photobiontendiversität an einem Standort sehr homogen, kann der Mycobiont nur ein hochselektives Verhalten zeigen. Dies liegt möglicherweise dann nicht primär in der eigentlichen Selektivität des Mycobionten als vielmehr an der nicht vorhandenen Verfügbarkeit anderer potentieller Algenpartner. Letztlich spiegelt sich dann in einer solchen Assoziation nur die geringe Photobiontendiversität des entsprechenden Habitats wider. Höchstwahrscheinlich führen bestimmte biotische und abiotische Faktoren am Standort zu gewissen Präferenzen der Photobionten und ihres Vorkommens. So konnte Beck (1999) aus *Umbilicaria cylindrica* auf Silikاتفelsen in Süddeutschland und in anderen Flechten auf Schwermetallböden (*Lecidea silacea*) die identische Algenvariante *Trebouxia jamesii* isolieren. Das Vorkommen von *T. jamesii* korreliert mit eisenhaltigen Standorten. Unterschiedliche Untersuchungen haben gezeigt, dass die ITS Genotypen der Gattung *Trebouxia* kosmopolitisch verbreitet sind. Diese sind in der Lage große räumliche Barrieren wie z.B. Ozeane zu überwinden. Die Verbreitung durch Diasporen kann durch den Wind oder durch Zugvögel erfolgen. Temporär frei lebende *Trebouxia* Arten unterstützen die Diversität der Photobionten. Bevor man die Selektivität eines Mycobionten klassifiziert oder definiert, sollte also zunächst die allgemeine Photobiontendiversität am jeweiligen Standort analysiert werden.

Voraussetzung für die Untersuchung der Selektivität einer Flechte ist eine genaue Artbestimmung des beteiligten Algenpartners. Diese kann neben der anatomisch-morphologischen, eher unsicheren Bestimmung nur auf molekularbiologischem Wege erfolgen. Diese Methoden sind generell hilfreich bei der Analyse von Populationsgenetik und Phylogenie. Sie wurden bisher in der Lichenologie hauptsächlich für die Erforschung der Taxonomie der Mycobionten eingesetzt (Lutzoni & Vilgalys 1995; Stenroos & de Priest 1998; Cubero et al. 1999; Döring et al. 2000; Ott & Lumbsch 2001). Erst neuerdings werden auch Photobionten und so die Selektivität der Mycobionten durch molekularbiologische Untersuchungen bestimmt (Friedl & Rokitta 1997; Rambold et al. 1998; Beck 1999, 2002; Helms et al 2001, Kroken & Taylor 2000). Für die Charakterisierung der Photobionten werden die Intertranskriptiven Spacer ITS1 und ITS2 rDNA Regionen analysiert.

### Arbeitsziele

Aus den komplexen Ergebnissen bisheriger morphologisch-anatomischer Untersuchungen mit den unterschiedlichen Vertretern des Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ haben sich eine Reihe von Fragestellungen ergeben, die im Rahmen dieser Arbeit untersucht werden sollen:

1. Die innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auffallende Dominanz der beiden Arten der Gattung *Fulgensia* lässt die Vermutung zu, dass entsprechende Anpassungsmechanismen an die am natürlichen Standort vorherrschenden klimatischen Bedingungen entwickelt werden. Versuche zur Sporulationsfähigkeit der Mycobionten dieser Gattung sollen Hinweise auf mögliche Anpassungen an das extrem trockene Klima der Kiesalvar geben. Umweltfaktoren wie Strahlung und Feuchtigkeit können die sexuelle Reproduktion beeinflussen und eine unterschiedliche Sporulationsrate verursachen (Monte 1993).

2. Die komplexen inter- und intraspezifischen Interaktionen innerhalb der verschiedenen Arten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ lassen die Frage nach der Selektivität der Mycobionten der Gattung *Fulgensia* aufkommen. Die innerhalb dieser Assoziation dominanten Vertreter *F. bracteata* und *F. fulgens* überwachsen alle beteiligten Flechtenarten. Unter standardisierten Bedingungen soll exemplarisch die Selektivität des Mycobionten *F. bracteata* hinsichtlich potentieller Photobionten aus verschiedenen Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ getestet werden. Dazu werden dem Mycobionten isolierte Photobionten aus sechs verschiedenen Flechten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ angeboten. Es soll untersucht werden, welchen Einfluss der Kompatibilitätsgrad der potentiellen Partner auf den Erkennungsprozess und die Entwicklung der primären Stadien der Lichenisierung nimmt.

3. Die für die Selektivitäts- und Kompatibilitätsversuche isolierten Photobionten aus den sechs verschiedenen Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ werden mittels molekularer Analyse ihrer ITS rDNA Genabschnitte bestimmt, um graduell unterschiedliche Reaktionen des Mycobionten mit den Photobionten gegebenenfalls besser interpretieren zu können.

4. Zusätzliche molekulare Untersuchungen sollen einen Einblick auf die mögliche Variabilität der allgemeine Photobiontenzusammensetzung innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland geben. Dazu werden an vier verschiedenen Standorten der Insel entlang eines Nord-Süd-Transektes Flechtenproben dieser Assoziation gesammelt und auf ihre Photobiontendiversität hin untersucht. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Erste Ergebnisse geben Hinweise, müssen aber noch ergänzt werden.

## III. 2. Material und Methoden

### III. 2.1 Material

#### III. 2.1.1 Flechtenmaterial

##### Kulturversuche

Das für die Kulturversuche verwendete Flechtenmaterial wurde jeweils im Frühjahr und im Herbst (1998/99) auf der gotländischen Kieselvar bei Ardre auf dem Kaupungsklint (Schweden, Gotland, Kaupungsklint, 57°23' nördlicher Breite, 18°42' östliche Länge. LO., vgl. 4.3.1) gesammelt. Es handelt sich hierbei um die sechs typischen Hauptvertreter der „Bunten Erdflechtengesellschaft“, einer Flechtengemeinschaft, die das Vegetationsbild der gotländischen Kieselvar prägt.

*Fulgensia bracteata* (Hoffm.) Räsänen var. *bracteata*,

*Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin,

*Toninia sedifolia* (Scop.) Timdahl (= *caeruleonigricans* (Lightf.) Th.Fr.),

*Squamarina cartilaginea* (Wirth) P. James,

*Psora decipiens* (Hedwig) Hoffm.,

*Lecidea lurida* Ach. (= *Psora lurida* (Ach.) DC).

Das gesammelte Material wurde bis zur Verwendung in einer Klimakammer bei 10°C und einem Licht-Dunkel-Rhythmus von 14h–10h gelagert. Bei längerer Aufbewahrung wurde das Flechtenmaterial bis zur weiteren Verwendung bei -20°C tiefgefroren (s. u.).

##### Molekularbiologische Untersuchungen

Für die Analyse der Photobiontenzusammensetzung innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland wurden aus den oben aufgezählten sechs Hauptvertretern dieser Flechtengemeinschaft die Photobionten molekularbiologisch analysiert (III.3.2).

#### III. 2.1.2 Verbrauchsmaterial

##### Membranfilter:

Für die Selektivitätsversuche mit dem Mycobionten *Fulgensia bracteata* und den verschiedenen Photobionten wurden folgende Durapore Membranfilter (Millipore, Eschborn, Deutschland) verwendet:

Durapore Membranfilter, Polyvenyldendifluorid, Durchmesser 45 mm, verwendete Porengröße: 0,65µm und 5,0µm. Die Auswahl dieser Filter beruht auf Erfahrungen, die bei der Durchführung anderer Kulturversuche erzielt wurden.

**Kulturmedien:**

Folgende Kulturmedien wurden in verschiedenen Versuchsreihen eingesetzt:

**Trebouxia-Organic-Medium (TOM) (Ahmadjian 1967)**

Agar*	20g
NaCl	25mg
CaCl <sub>2</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	25mg
MgSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	75mg
KNO <sub>3</sub>	500mg
(NH <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	250mg
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	11,42mg
MnCl <sub>2</sub> x 4 H <sub>2</sub> O	1,44mg
ZnSO <sub>4</sub> x 7 H <sub>2</sub> O	8,82mg
NaMoO <sub>4</sub> x 2 H <sub>2</sub> O	0,84mg
CuSO <sub>4</sub> x 5 H <sub>2</sub> O	1,57mg
Co(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub> x H <sub>2</sub> O	0,49mg
FeSO <sub>4</sub> x H <sub>2</sub> O	4,98mg
NaEDTA x 2 H <sub>2</sub> O	6,66mg
Thiamin	10mg
Biotin	1mg
B 12	0,2mg
Nikotinsäure	0,1mg
HEPES	715mg
Glukose	10g
Proteosepepton	10g

mit H<sub>2</sub>O dd auf 1000ml auffüllen; pH 5,5; \* nicht bei Flüssigkultur

**Malz-Hefe-Extrakt Agar (MY) (Ahmadjian 1993)**

Malz Extrakt	20g
Hefe Extrakt	2g
Agar	20g

mit H<sub>2</sub>O dd auf 1000ml auffüllen; pH 5,6

**MBV-Medium (Friedl 1989)**

Das MBV Medium entspricht der Zusammensetzung von TOM ohne Zugabe von Glukose und Proteosepepton. pH 5,5

## III. 2.2 Methoden

### III. 2.2.1 Photobiontenkulturen

Aus den unter III. 2.1.1 aufgelisteten Flechtenvertretern sind die jeweiligen Photobionten isoliert und kultiviert worden. Vor der Isolierung der Photobionten sind einzelne Thallusstücke der verschiedenen Flechtenarten für 45 Minuten unter fließendem Wasser gespült worden, um oberflächliche Kontaminationen zu beseitigen. Anschließend wurden die gespülten Thallusstücke mit einem Skalpellmesser zerkleinert. Aus der Algenschicht sind mit Hilfe einer fein ausgezogenen Glaspipette gezielt Algenkolonien unter mikroskopischer Beobachtung entnommen und zwecks Zellvermehrung auf festes Trebouxia-Organic Medium (TOM, Ahmadjian 1967) übertragen worden. Die Photobionten wurden bei 12°C mit einem Tag-Nacht-Rhythmus von jeweils 12 h (PPFD 25 - 30  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) kultiviert.

### III. 2.2.2 Sporulationsversuche mit *Fulgensia bracteata*

Für die Sporulationsversuche mit der Flechte *Fulgensia bracteata* wurden von verschiedenen Flechtenthalli reife Apothecien abpräpariert und 30 Minuten unter fließendem Wasser gespült. Die Apothecien wurden anschließend mit Vaseline so auf die Deckelunterseite der mit MY-Medium ausgegossenen Petrischalen fixiert, dass die Sporen aus den Fruchtkörpern auf die Agaroberfläche ausgeschleudert werden konnten. Nach erfolgreicher Sporulation sind die Deckel mit den Fruchtkörpern gegen neue, sterile Deckel ausgetauscht worden, um eine mögliche Kontaminierung zu vermeiden.

### III. 2.2.3 Selektivitätsversuche mit *Fulgensia bracteata*

Die Selektivitätsversuche mit dem Mycobionten von *F. bracteata* und den verschiedenen Photobionten wurden auf Durapore Membranfiltern (Polyvenyldendi-fluorid) mit einer Porengröße von 0,65 $\mu\text{m}$  (Millipore, Eschborn, Germany) durchgeführt. Die entsprechenden Filter sind auf Petrischalen mit festem Malz-Hefe-Extrakt Agar (Ahmadjian 1993) platziert worden. Anschließend wurden die Photobionten auf die Filtermembran übertragen und fein ausgestrichen. Die Apothecien der Flechte *F. bracteata* sind dann wie unter III. 2.2.2 beschrieben zwecks Sporulation fixiert worden. In den verschiedenen Kulturansätzen wurden dem Mycobionten *F. bracteata* jeweils die isolierten Photobionten aus einem Vertreter der Bunten Erdflechtengesellschaft angeboten (**Tabelle 2**). Die so angesetzten Kulturversuche sind bei 8°C mit einem Licht-Dunkel-Rhythmus von 7h–17h (PPFD 2,9 – 4,5  $\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) durchgeführt worden und wurden viermal wiederholt. Die Versuchsdauer umfasste für jede Versuchreihe 12 Monate.

Den eingesetzten standardisierten Laborbedingungen gingen ausführliche Voruntersuchungen voraus, in denen verschiedene Temperaturen und Medien mit unterschiedlichem Hell/Dunkel-Rhythmus getestet wurden, um die für die Kulturversuche günstigsten Bedingungen einsetzen zu können.

**Tabelle 2:** Versuchsaufbau der Selektivitätsexperimente

<b>Mycobiont</b>	<b>Photobiont aus der Flechte</b>
<i>Fulgensia bracteata</i>	<i>Fulgensia bracteata</i>
“	<i>Fulgensia fulgens</i>
“	<i>Toninia sedifolia</i>
“	<i>Squamarina cartilaginea</i>
“	<i>Lecidea lurida</i>
“	<i>Psora decipiens</i>

Für die Auswertung wurden in regelmäßigen Intervallen unter sterilen Bedingungen einzelne Stücke des entwickelten Pilz/Algenkonglomerats mit Filter entnommen. Für die Untersuchungen am Rasterelektronenmikroskop (REM, Stereoscan 200, Cambridge) sind die entnommenen Einzelproben luftgetrocknet und in einem Sputter (Agar Sputter Coater, Agar Scientific LTd.; 35 mA, 180 s) mit einer dünnen Goldauflagerung beschichtet worden. Für die lichtmikroskopische Untersuchung wurden mit einem Gefriermikrotom des Typs MGW LAUDA (Fa. Leitz, Wetzlar) bei -25°C bis -28°C Schnitte von 20-25µm Dicke angefertigt und mit Lactoglycerin-Baumwollblau (Anfärbung des Protoplasten) gefärbt

### III. 2.2.4 Molekularbiologische Analyse der Photobionten

Für die Charakterisierung der Photobionten innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland werden die Intertranskriptiven Spacer ITS1 und ITS2 rDNA Regionen analysiert (s. **Abb. 30**).

**Abb. 30** Lokalisation der ITS 1 und ITS 2 intertranskriptive Spacer

### Vorbereitung der Proben für die DNA-Extraktion

Um Verunreinigungen zu vermeiden, wurden aus der Algenschicht der verschiedenen Flechtenvertreter wenige Millimeter große Algenkonglomerate herauspräpariert. Aufgrund des anatomischen Aufbaus der einzelnen Flechten konnte die Mark- oder Rindenschicht durch die Präparation nicht immer komplett entfernt werden. Die so frei präparierten Pilz-/Algenkonglomerate wurden für ca. 45 Minuten unter fließendem Wasser gespült, um aufgelagerte Verunreinigungen zu entfernen. Das so gereinigte Flechtenmaterial wurde in ein Eppendorfgefäß überführt, luftgetrocknet und anschließend für die DNA-Extraktion verwendet.

### DNA-Extraktion

Die vorbereiteten Flechtenproben wurden in einem mit flüssigem Stickstoff vorgekühlten Aluminiumblock fein gemörsert. Der flüssige Stickstoff unterstützt die mechanische Zerkleinerung des Flechtenmaterials und damit die Aufschließung der Zellen. Für die DNA-Extraktion wurde das Quiagen DNeasy Plant Mini Kit verwendet. Generell wurde dabei das vom Hersteller empfohlene Isolationsprotokoll befolgt. Die abschließende Eluierung der DNA wurde abweichend vom Protokoll nicht mit EB Puffer (10mM Tris/Cl, pH 8.5), sondern mit vorgewärmtem aqua bidest durchgeführt (2x 30µl). Die Lagerung der DNA-Isolate erfolgte bei -20°C.

### Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction, PCR) und Aufreinigung der erhaltenen Produkte

Für die Polymerasekettenreaktion (polymerase chain reaction, PCR) wurden verschiedene Primer eingesetzt (**Tabelle 3**). Bei einem PCR-Ansatz mit 50µl Reaktionsvolumen (Verwendung des fertigen Reaktionsmix HotStarTaq™ Master Mix der Firma Quiagen) wurden je nach Verlauf der PCR unterschiedliche Mengen an Photobionten-DNA eingesetzt. Die hier eingesetzte Template-Menge variierte zwischen 1.0µl, 2.5µl oder 5.0µl unverdünnter DNA.

Für die Amplifizierung der Photobionten-DNA wurde folgendes PRC-Programm gewählt:

Initialaktivierung:	1 Minute bei 95°C - Aktivierung der Polymerase
<b>Denaturierung:</b>	<b>1 Minute bei 94°C - Denaturierung der doppelsträngigen DNA</b>
<b>Annealing:</b>	<b>1 Minute bei 50°C - Anlagerung der komplementären Oligonucleotide (Primer) an die denaturierte DNA</b>
<b>Elongation</b>	<b>1 ½ Minuten bei 72°C - Verlängerung der angelagerten Primer durch die DNA-Polymerase</b>
Finale Extension	10 Minuten bei 72°C – partiell verlängerte Produkte werden vervollständigt
Kühlen	Unbegrenzt bei 4°C

33 Zyklen

Die PCR-Produkte wurden durch Gelelektrophorese (benutzter Längenmarker: λ-DNA, Eco R1/Hind III, auf 0.8% Agarosegel) aufgetrennt und anschließend mit Ethidiumbromid gefärbt und sichtbar gemacht. Die amplifizierten Produkte wurden mit dem QIAquick PCR Purification Kit (Cat. No. 28106) der Firma Quiagen aufgereinigt. Für

die Extraktion von Doppelbanden wurde das QIAquick Gel Extraction Kit (Cat. No. 28704) derselben Firma verwendet. Prinzipiell ist dabei das vom Hersteller empfohlene Standardprotokoll befolgt worden, der abschließende Eluierungsschritt wurde allerdings mit 2 x 30µl EB- Puffer durchgeführt.

Für die fotografische Dokumentation stand eine Reproduktions-Sofortbild-Kamera (Polaroid MP-4 Land Camera) mit Sofortbild-Filmen Polaroid 667 zur Verfügung.

**Tabelle 3:** Liste der eingesetzten Primer

Gen-Region	Primer	Orientierung	Referenz	Bemerkung
ITS	Al 1700f	5' – 3'	Helms et al. 2001	Grünalgen spezifisch, PCR
ITS	Al 1500bf	5' – 3'	Helms et al. 2001	Grünalgen spezifisch, PCR
ITS	1800f	5' – 3'	Friedl 1996	ITS Sequenzierung (vorwärts)
ITS	LR3	3' – 5'	Friedl & Rokitta 1997	unspezifisch, PCR
ITS	LR 1850	3' – 5'	Friedl 1996	unspezifisch, PCR
ITS	ITS4	3' – 5'	White et al. 1990	unspezifisch PCR, ITS Sequenzierung

### DNA-Sequenzierung und Auswertung

Die Sequenzierung der amplifizierten PCR-Produkte wurde nach dem Prinzip des „Cycle sequencing“, dem Kettenabbruch-Verfahren nach Sanger unter Verwendung von fluoreszierenden Didesoxynucleotiden als Terminatoren (Big Dyes und Rhodamin Farbstoffe), durchgeführt. Die anschließende Analyse der Sequenzreaktion erfolgte auf einem ABI Prism 377TM (Gelelektrophorese) oder ABI Prism 3100 (Kapillarelektrophorese) von Applied Biosystems. Sequenziert wurden in der Regel beide DNA-Stränge.

Die erhaltenen ITS rDNA Sequenzen wurden manuell mit Bioedit oder AlignIR angeordnet und mit bereits vorhandenen Photobionten Sequenzen der Gattungen *Trebouxia spec.* und *Asterochloris spec.* verglichen. Für die Datenanalyse wurde für die Gattung *Trebouxia* die nach Friedl et al. (2000) und Helms et al. (2001) vorgenommene Einordnung der Clades zu Grunde gelegt. Vergleichssequenzen der ITS Regionen wurden aus der Datenbank von Beck und <http://herbaria.harvard.edu/treebase> entnommen. Die Berechnungen zum Vergleich der Sequenzen und zur Darstellung der Ergebnisse wurden mit dem Programm MEGA Version 2.1 (Kumar et al. 2001) vorgenommen.

Die primäre phylogenetische Analyse der Sequenzen wurde im Rahmen einer Kooperation von A. Beck, Fakultät für Biologie, Bereich Biodiversitätsforschung, München, durchgeführt.

### III. 3 Ergebnisse - Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

Wie in der Einleitung dargelegt zeigen sich im Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ der Kiesalvar auf Gotland (Schweden) zwischen den einzelnen Flechtenvertretern vielseitige komplexe interspezifische Interaktionsmuster (Ott et al. 1995; de Vera 2000).

Alle an dieser Flechtengemeinschaft beteiligten Arten werden von der Gattung *Fulgensia* überwachsen (de Vera 2000). Da besonders die Flechte *Fulgensia bracteata* innerhalb dieser Flechtengesellschaft eine dominierende Rolle einnimmt, wurde sie als Versuchsflechte ausgewählt, um die in der Einleitung ausführlich beschriebenen Fragestellungen zu untersuchen.

#### III. 3.1 Kulturversuche mit den Arten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

##### III. 3.1.1 Sporulationsversuche mit dem Mycobionten von *Fulgensia bracteata*

In einer Serie von Vorversuchen wurde das Streupotential der Flechte *Fulgensia bracteata* getestet. *F. bracteata* zeigt in ihrem Sporulationsverhalten eine deutliche saisonale Abhängigkeit. Es werden zahlreiche Apothecien mit vielen Asci über das gesamte Jahr gebildet, die Sporenentwicklung und -reifung finden aber ausschließlich während der Frühjahrs- und Sommerperiode statt. So streuen die Apothecien des im Herbst gesammelten Flechtenmaterials innerhalb von 24 Stunden sehr intensiv, während das im Frühjahr gesammelte Material sehr wenig bis gar nicht sporulierte. Für die Untersuchungen über das Keimungs- und Wachstumsverhalten des Mycobionten *F. bracteata* wurden unterschiedliche Nährmedien eingesetzt (III 2.1.1):

1. MY (Malz-Hefe-Extrakt Agar, MY, Ahmadjian 1993)
2. MBV 1 % (MBV-Medium + 1% Glukose, Friedl 1989)
3. MBV 0,5 % (MBV-Medium + 0,5% Glukose, Friedl 1989)

Die Sporen von *F. bracteata* wurden auf den oben erwähnten Nährmedien bei unterschiedlichen Temperaturen (5°C, 12°C und 18°C) kultiviert. Es zeigte sich, dass die gestreuten Sporen auf allen verwendeten Medien innerhalb von 24 Stunden auskeimen und in wenigen Wochen ein dichtes Mycel entwickeln, welches flächendeckend über das entsprechende Substrat wächst. Ein Vergleich der Wachstumsgeschwindigkeit verdeutlicht, dass die Entwicklung der ausgekeimten Sporen zum Mycel sowohl vom Nährmedium als auch von der Kulturtemperatur beeinflusst wird. Das Wachstum der ausgekeimten Sporen verläuft auf dem Malz-Hefe-Extrakt-Medium schneller, als auf den beiden MBV- Nährmedien (**Tabelle 4**). Da es sich aber lediglich um Vorversuche

handelt, mit deren Ergebnissen die optimalen Kulturbedingungen für die im Vordergrund der Fragestellung stehenden Selektivitätsversuche ermittelt werden sollten, wird an dieser Stelle auf eine ausführliche vergleichende Darstellung der Einzelversuche verzichtet. In Anlehnung an die Ergebnisse der Sporulationsversuche wurde für die Experimente zur Selektivität als Kulturmedium das Malz-Hefe-Extrakt Nährmedium ausgewählt.

**Tabelle 4:** Vergleich der Wachstumsintensität der ausgekeimten Sporen von *Fulgensia bracteata*

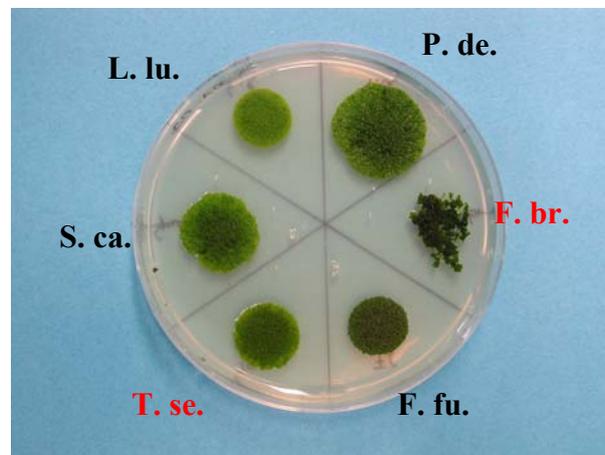
Medium	5°C	12°C	18°C
MY	+	+++	+++++
MBV 1%	+	++	++
MBV 0,5%	+	+	++

Anzahl „+“ gibt den qualitativen Entwicklungsstand wieder.

### III. 3.1.2 Photobiontenkulturen

#### III. 3.1.2.1 Qualitativer Vergleich der Wachstumsrate und des morphologischen Erscheinungsbildes

**Abb. 31** Kulturen der Photobionten auf TOM-Medium (Ahmadjian 1967).



Aus sechs verschiedenen Vertretern der Bunten Erdflechtengesellschaft sind die Photobionten isoliert und unter standardisierten Bedingungen kultiviert worden (III. 2.1). Im Rahmen verschiedener Vorversuche, die lediglich dazu dienten, für die Versuche zur Selektivität des Mycobionten von *F. bracteata* die günstigsten Kulturbedingungen ausfindig zu machen, sind einige interessante Beobachtungen über das Wachstumsverhalten und das Erscheinungsbild der Photobionten gemacht worden. Die Photobionten zeigen bei identischen Kulturbedingungen (Medium, Temperatur, Licht, III. 2.2.1) unterschiedliches Wachstumsverhalten und ein morphologisch unterschiedliches

Erscheinungsbild (**Abb. 31**). Die Beobachtungen während der Kultivierung sind nicht quantitativ erfasst worden (es handelte sich lediglich um die Vorversuche), so dass die Ergebnisse hier nur kurz qualitativ beschrieben werden.

Die Abb. 31 zeigt das Wachstumsbild aller isolierten Photobionten unter gleichen Kulturbedingungen. Die aus den Flechten *Psora decipiens* (*P. de.*) und *Squamarina cartilaginea* (*S. ca.*) isolierten Photobionten zeigen im Vergleich zu den anderen Algenvertretern isoliert aus *Lecidea lurida* (*L. lu.*), *Fulgenisa bracteata* (*F. br.*), *F. fulgens* (*F. fu.*) und *Toninia sedifolia* (*T. se.*) einen deutlich fortgeschrittenen Wachstumsprozess. Neben der voneinander abweichenden Wachstumsrate fallen auch die mehr oder weniger stark ausgeprägten Unterschiede im morphologischen Erscheinungsbild der einzelnen Photobiontenkolonien auf. So zeigen beispielsweise die tief dunkel grünen Photobionten aus *F. bracteata* (*F. br.*) ein typisches „blumenkohlartiges“ Wachstum, die hellgrünen Photobionten aus *T. sedifolia* (*T. se.*) bilden eine schleimhaltige Kolonie, die Photobionten aus *P. decipiens* wachsen als tiefgrüne, kreisrunde gallertige Plaques. Die übrigen Algen unterscheiden sich nur geringfügig vornehmlich hinsichtlich ihrer Farbintensität. Besonders die Unterschiede in der Wachstumsrate bei gleichen Kulturbedingungen deuten bereits an, dass es sich bei den kultivierten Photobionten um verschiedene Arten handeln muss. Eine eindeutige Artbestimmung der kultivierten Photobionten erfolgt mittels molekularbio-logischer Analyse (III. 3.2).

### III. 3.1.3 Versuche zur Selektivität des Mycobionten *Fulgenisa bracteata* mit verschiedenen Photobionten

In den Experimenten zur Selektivität werden dem Mycobionten von *Fulgenisa bracteata* jeweils die einzelnen Photobionten (III.3.2, Arten der Gattungen *Trebouxia* oder *Asterochloris*) aus den Photobiontenkulturen angeboten. Die Ergebnisse dieser Selektivitätsversuche zeigen, dass der Mycobiont *Fulgenisa bracteata* mit allen ihm angebotenen kultivierten Photobionten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ primäre Lichenisierungsstadien ausbilden kann. Klare Unterschiede ergeben sich in der Entwicklungszeit und in der Intensität des entstandenen Lichenisierungskontaktes mit den verschiedenen Photobionten. Vier verschiedene Kontaktformen lassen sich beschreiben:

#### 1). Interaktionen mit dem arteigenen Photobionten aus *Fulgenisa bracteata* und dem isolierten Photobionten aus *Toninia sedifolia* (*Trebouxia spec.*, Clade I, 1. Untergruppe).

*Fulgenisa bracteata* zeigt mit der arteigenen Alge die gleiche Primärreaktion wie mit dem Photobionten aus *Toninia sedifolia* (= *caeruleonigricans*). Der Primärkontakt zwischen den Bionten erfolgt in beiden Kulturansätzen innerhalb von sechs Wochen, teilweise mit der Ausbildung haustorienähnlicher Strukturen (**Abb. 32a**). Die Hyphen des Mycobionten umwickeln einzelne Algen bis deren gesamte Oberfläche unter starker

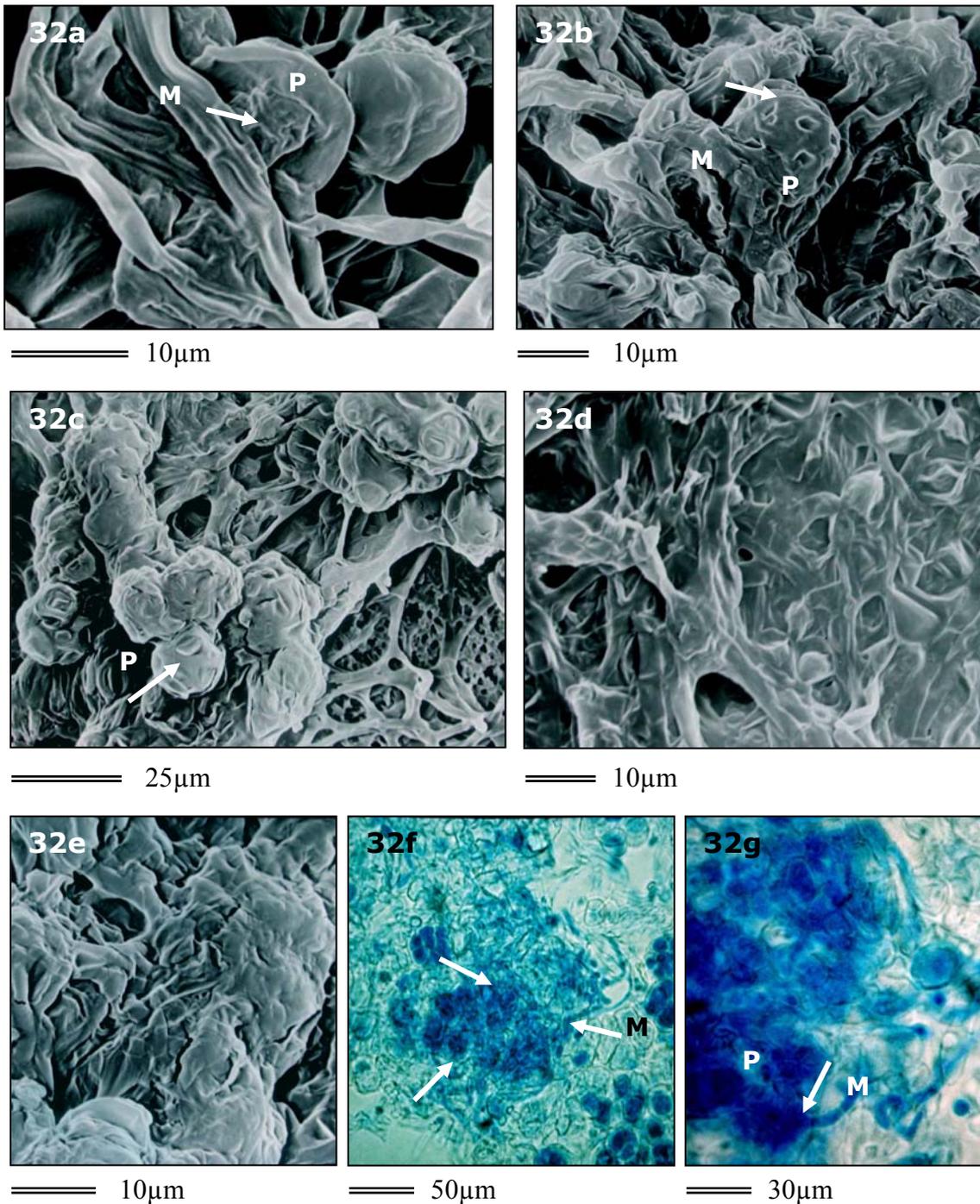
Gallertisierung bedeckt wird (**Abb. 32b**). Innerhalb von neun Wochen entsteht eine kompakte gemeinsame Gallertmatrix zwischen Pilz und von Hyphen umwickelten Algenaggregaten (**Abb. 32c**). Nach ungefähr sechs Monaten entwickelt der Mycobiont ein dichtes gallertisiertes Netzwerk, in das die Algenzellen miteinander verbunden und inkorporiert werden (**Abb. 32d**). Die Pilz-Algen-Assoziationen entwickeln sich weiter, bis kompakte gewebeähnliche Konglomerate ohne weitere Thallusdifferenzierung entstehen (**Abb. 32e**). Detaillierte mikroskopische Untersuchungen des gebildeten Pilz-Algen-Komplexes belegen den intensiven Kontakt zwischen beiden Bionten. Die Algenkonglomerate werden von den Hyphen des Mycobionten eng umwachsen (**Abb. 32f**), darüber hinaus lässt sich stellenweise eine direkte Kontaktaufnahme einzelner Pilzhypen mit benachbarten Algen beobachten (**Abb. 32g**). Bei den Algen unterbleibt die Bildung von Autosporen.

2). Interaktion mit dem Photobionten isoliert aus *Fulgensia fulgens* (*Trebouxia spec.*, Clade I., 2.Untergruppe.)

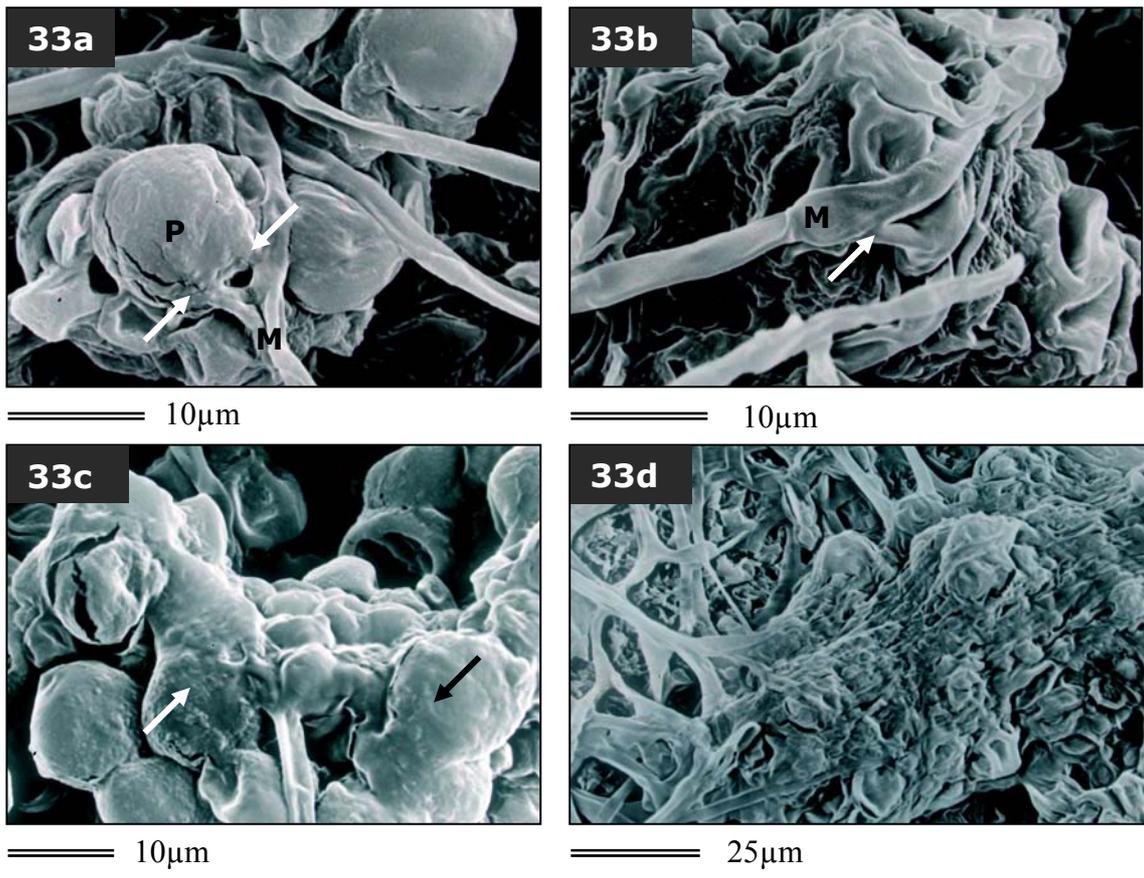
Der initiale Lichenisierungsprozess verläuft nahezu nach dem gleichen Muster wie zuvor beschrieben, dennoch scheint ein gradueller Unterschied in der Intensität der gebildeten Pilz-Algenassoziation zu bestehen.

Die erste Kontaktaufnahme zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und dem Photobionten aus *F. fulgens* erfolgt ebenfalls innerhalb von sechs Wochen. An den Kontaktstellen werden auch hier zwischen Pilz und Algen haustorienähnliche Strukturen gebildet (**Abb. 33a**). Einzelne Hyphen des Mycobionten verzweigen sich und umwickeln die gesamte Algenoberfläche (**Abb. 33b**). Die Berührungsstellen zwischen beiden Bionten gallertisieren zunehmend (**Abb. 33c**). In der Folge entsteht ein homogener Gallertteppich (**Abb. 33d**) mit inkorporierten und auf gelagerten Algenaggregaten.

Die hier nach sechs bis neun Monaten gebildeten Pilz-Algen-Aggregate zerfallen beim Anfertigen von anatomischen Schnittpräparaten und zeigen damit eine weitaus geringere Stabilität als die zuvor beschriebenen Konglomerate mit dem arteigenen Photobionten und dem aus *T. sedifolia*. Autosporen werden auch hier nicht gebildet.



**Abb: 32 a-g** Interaktionsmuster zwischen dem Mycobionten *Fulgensia bracteata* und dem arteigenen Photobionten sowie dem Photobionten isoliert aus *Toninia sedifolia* (*Trebouxia spec*, Clade I, 1. Untergruppe). **(a)** Entwicklung der Haustorien ähnlichen Strukturen (Pfeil) zwischen dem Mycobionten (M) und dem Photobionten (P). **(b)** Der Mycobiont (M) umwickelt einzelne Photobiontenzellen (P) und bedeckt ihre Oberfläche mit Gallerte (Pfeil). **(c)** Zwischen Mycobiont (M) und den Photobiontenzellen (P) bildet sich eine kompakte gallertisierte Matrix - Entstehung der Soredien ähnlichen Strukturen (Pfeil). **(d)** Der Mycobiont bildet ein dichtes, gallertisiertes Netzwerk. **(e)** Kompaktes, Gewebe ähnliches Konglomerat zwischen beiden Bionten - ohne weitere Differenzierung. **(f)** Schnittfoto durch das kompakte Gebekonglomerat: Algenzellen (A) werden von den Hyphen des Mycobionten (M) eng umwickelt (Pfeil). **(g)** Kontakt zwischen einzelnen Mycobiontenhyphen (M) und den Algenzellen (P) (Pfeil).



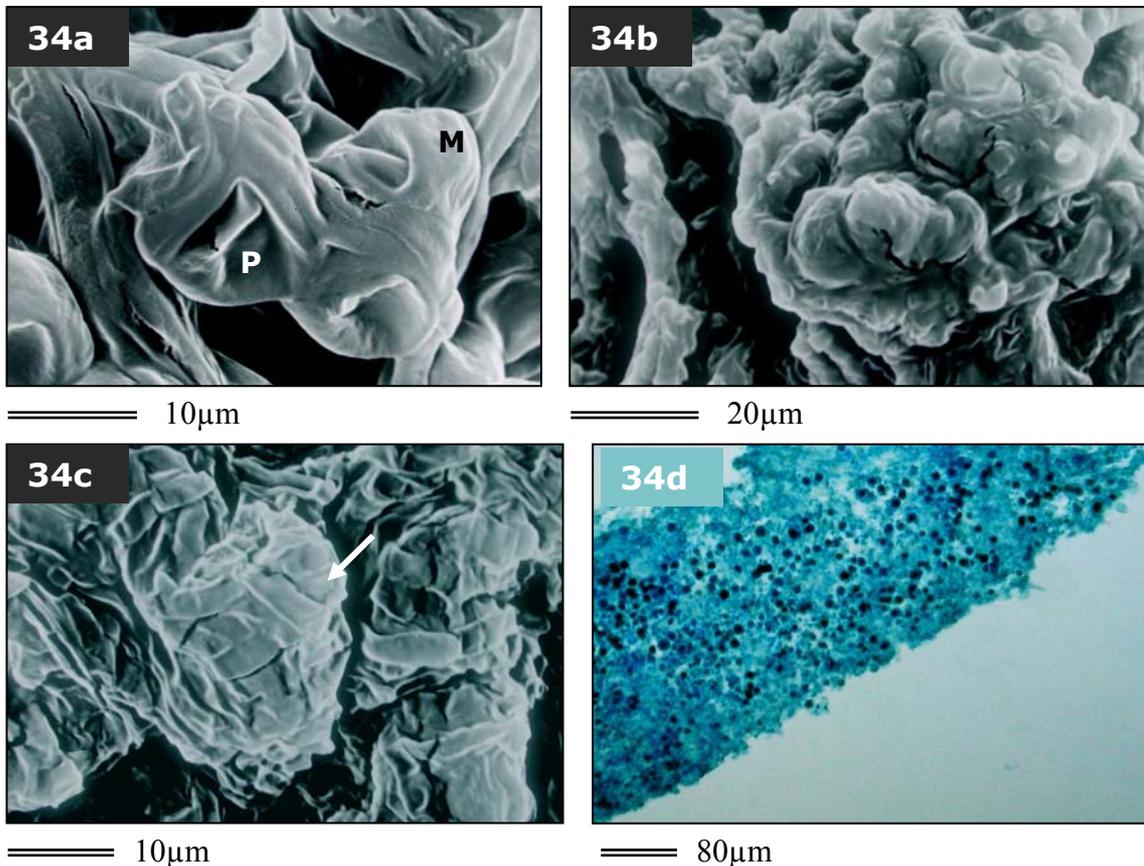
**Abb. 33a-d** Interaktionsmuster zwischen dem Mycobionten *Fulgensia bracteata* und dem Photobionten isoliert aus *Fulgensia fulgens* (*Trebouxia spec.*, Clade I, 2. Untergruppe). **(a)** Haustorien ähnliche Strukturen (Pfeile) zwischen dem Mycobionten (M) und dem Photobionten (P). **(b)** Einzelne sich verzweigende Hyphe des Mycobionten (M) (Pfeil) umwickelt die Oberfläche der Photobiontenzellen (P). **(c)** Kontaktstellen zwischen den Symbionten (M, P) wird mit Gallerte bedeckt (Pfeile). **(d)** Bildung einer homogenen Gallertschicht. Die Algenzellen werden in die Gallertschicht inkorporiert.

### 3). Interaktion mit dem Photobionten isoliert aus *Squamarina cartilaginea* (*Asterochloris spec.*)

Photobionten der Gattung *Asterochloris* zeigen im Vergleich zu den Photobionten der Gattung *Trebouxia* eindeutige Unterschiede im Erkennungsprozess.

Auch wenn die erste primäre Reaktion zwischen Mycobiont und Photobiont ebenfalls nach sechs Wochen erfolgt, zeigt sich die weitere Entwicklung von der ersten Kontaktaufnahme bis hin zur Bildung kompakter Pilz-Algen-Aggregate stark verzögert. Darüber hinaus wird weniger Gallerte zwischen Mycobiont und Algenoberfläche gebildet (**Abb. 34a**). Erste soledienähnliche Strukturen werden erst nach einer Kulturdauer von ca. fünfeinhalb Monaten gebildet, wobei die gemeinsame Gallertmatrix weniger homogen erscheint als im Kontakt mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia* (**Abb. 34b**). Erst nach 12 Monaten entstehen kompaktere Pilz-Algen-Aggregate (**Abb. 34c**). Weitere Unterschiede zeigen sich nach der Anfertigung von anatomischen Schnitt-

präparaten. Wie bereits für die Assoziation mit dem Photobionten aus *F. fulgens* beschrieben scheinen auch hier die gebildeten Aggregate wenig stabil und lassen eine verstärkte Autosporenbildung erkennen, wie sie in den Assoziationen mit den Algen der Gattung *Trebouxia* bisher nicht zu beobachten war (**Abb. 34d**).

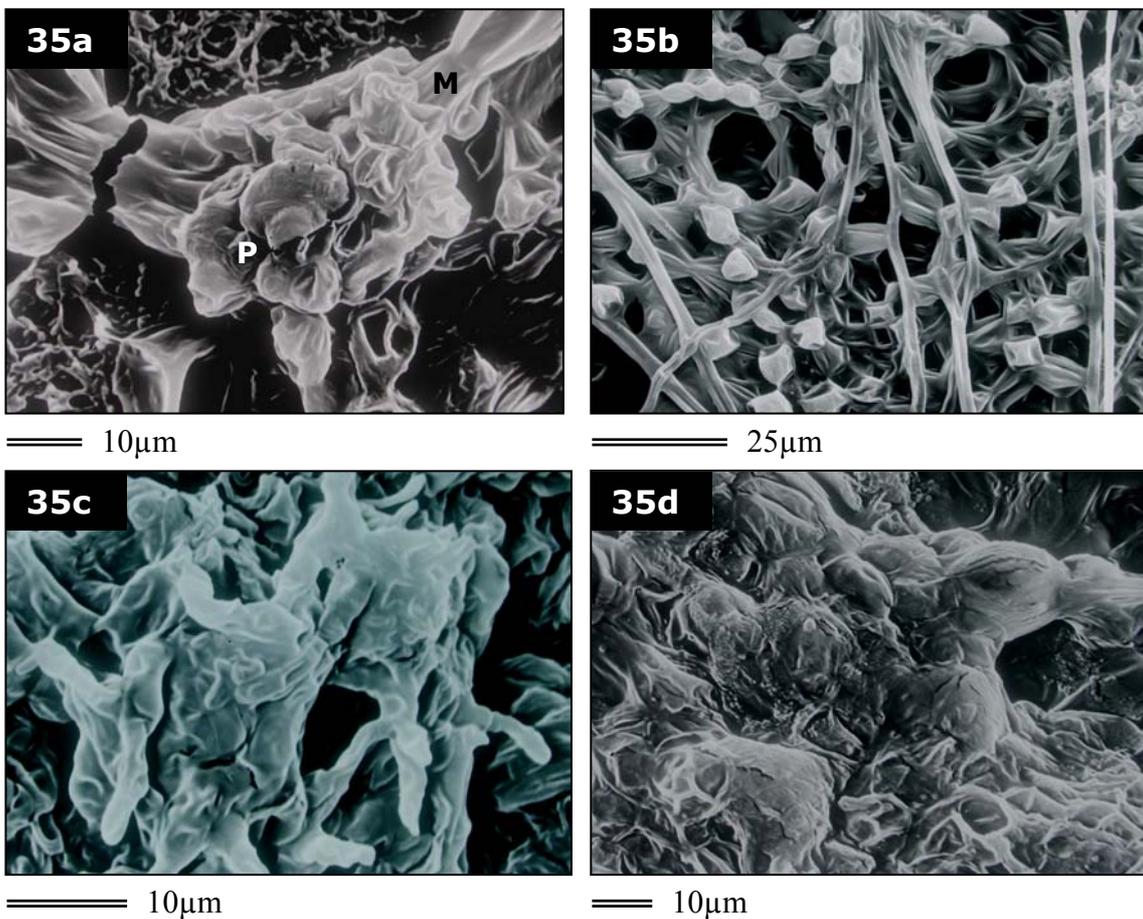


**Abb. 34 a-d** Interaktionsmuster zwischen dem Mycobionten *Fulgensia bracteata* und dem Photobionten isoliert aus *Squamarina cartilaginea* (*Asterochloris spec.*). **(a)** Primärer Kontakt zwischen dem Mycobionten (M) und den Photobiontenzellen (P). Die Photobionten werden umwickelt, die Gallertbildung ist weniger deutlich ausgeprägt. **(b)** Soredienähnliche Strukturen nach fünfenehalb Monaten: die gallertisierte Matrix ist im Vergleich zu den Soredien ähnlichen Strukturen mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia* weniger homogen. **(c)** Kompaktere Pilz-Algen-Aggregate (Pfeil) nach 12 Monaten Kulturdauer. **(d)** Schnittfoto durch ein Pilz-Algen-Aggregat: zahlreiche Autosporen (Pfeile) - in der Assoziation mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia* nicht erkennbar.

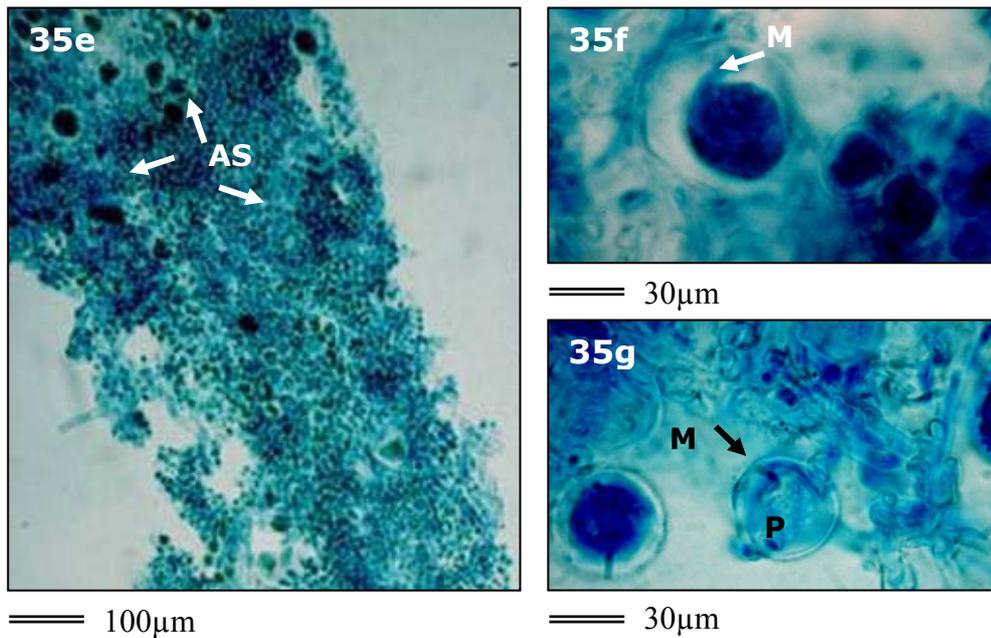
#### 4). Interaktionen mit den Photobionten isoliert aus *Lecidea lurida* und *Psora decipiens* (*Asterochloris spec.*)

Die Interaktionsmuster zwischen *F. bracteata* und den Photobionten aus *L. lurida* und *P. decipiens* verlaufen nahezu identisch, grenzen sich aber von der Reaktion mit dem Photobionten der Gattung *Asterochloris* aus *S. cartilaginea* ab. Der erste erkennbare Kontakt zwischen dem Mycobionten und den Algenzellen wird hier erst nach fortgeschrittener Kulturdauer von ca. sechs Monaten beobachtet. Auch wenn die Algenzellen

vom Mycobionten umwickelt werden, bleibt die starke Gallertisierung der Oberflächen aus (**Abb. 35a**). Das zu dieser Zeit entwickelte Netzwerk des Mycobionten ist wenig gelatinös (**Abb. 35b**). Erst nach 12 Monaten entstehen einzelne gallertisierte Pilz-Algen-Aggregate (**Abb. 35c**). In diesem Stadium nimmt die Gallertbildung zu, so dass schließlich auch hier zwischen Pilz und Alge kompakte Konglomerate mit gemeinsamer Matrix entstehen (**Abb. 35d**). Auch in diesem Fall kommt es zur massiven Autosporenbildung (**Abb. 35e**). Eine besonders signifikante Beobachtung war, dass Hyphen des Mycobionten auffallend oft in die Algenzellen von *L. lurida* eindringen und ihre Hülle penetrieren (**Abb. 35f**). Hyphen des Mycobionten in abgestorbenen Algenhüllen von *L. lurida* weisen auf einen möglichen parasitischen Kontakt zwischen *F. bracteata* und *L. lurida* hin (**Abb. 35g**).



**Abb: 35 a-d** Interaktionsmuster zwischen dem Mycobionten *Fulgensia bracteata* und dem Photobionten isoliert aus *Lecidea lurida* und *Psora decipiens* (*Asterochloris spec.*). **(a)** Primärer Kontakt zwischen dem Mycobiont (M) und dem Photobiont (P) nach sechs Monaten Kulturdauer: die Algenzellen werden von den Hyphen des Mycobionten umwickelt – die Bildung einer gallertisierten Matrix unterbleibt. **(b)** Das aus den Hyphen des Mycobionten gebildete Netzwerk ist kaum gallertisiert. **(c)** Gallertisierte Pilz-Algen-Konglomerate entstehen nach 12 Monaten Kulturdauer. **(d)** Die Gallertisierung nimmt zu und führt zur Bildung von kompakten Pilz-Algenaggregaten.



**Abb: 35 e-g** Schnittfotos durch die kompakten Pilz-Algen-Aggregate: Bildung zahlreicher Autosporen (AS, Pfeile). **(e)** Hyphen des Mycobionten (M) penetrieren die Algenzelle von *L. lurida* (P, Pfeil) und deuten auf einen parasitischen Kontakt zwischen diesen beiden Bionten **(f, g)**.

Der Mycobiont *F. bracteata* zeigt mit den Photobionten aus verschiedenen Gattungen deutlich unterschiedliche Lichenisierungsreaktionen.

### III. 3.2 Molekulare Analyse der Photobiontenzusammensetzung innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland

Im Rahmen der molekularbiologischen Untersuchungen wurden zunächst die Photobiontenkulturen, die für die Experimente zur Selektivität mit dem Mycobionten von *Fulgensia bracteata* eingesetzt wurden, durch Analyse der ITS1 und ITS2 (Intertranscriptive Spacer) rDNA Bereiche charakterisiert. Frühere Untersuchungen haben gezeigt, dass diese Bereiche besonders gut geeignet sind, um Verwandtschaftsverhältnisse von Grünalgen, besonders innerhalb der Gattung *Trebouxia*, aufzuklären (Friedl 1996). Die ITS rDNA Bereiche sind ausreichend sensibel, um sowohl innerartliche als auch zwischenartliche Variationen aufzudecken, bei gleichzeitig ausreichender Konservierung bestimmter Genbereiche. Es soll an dieser Stelle nicht auf die allgemeine Diskussion der Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Trebouxia* eingegangen werden.

#### II. 3.2.1 Analyse der Photobiontenkulturen

Das Flechtenmaterial für die Photobiontenkulturen stammte von der gotländischen Kieselalvar bei Ardre auf dem Kaupungsklint (III. 2.1). Ihre phylogenetische Analyse zeigt, dass alle Photobionten entweder der Gattung *Trebouxia* oder der Gattung *Asterochloris* zuzuordnen sind. Alle hier vorkommenden Photobionten der Gattung *Trebouxia* lassen sich nach der von Helms et al. (2001) vorgenommenen phylogenetischen Einteilung dem Clade I zuordnen. Für die Alge *Trebouxia* wurden zwei verschiedene Sequenzen, Variante A und B, gefunden, deren Unterschiede innerhalb der ITS1 und ITS2 Regionen eine Unterteilung in zwei phylogenetische Untergruppen möglich macht (**Alignment 1**). Die aus den beiden Flechten *Fulgensia bracteata* (T2) und *Toninia sedifolia* (T1) isolierten Photobionten entsprechen der Variante A. Sie sind in ihren ITS rDNA Bereichen identisch und werden der ersten Untergruppe zugeordnet. Die Sequenz des Photobionten aus der Flechte *Fulgensia fulgens* (T3) entspricht der Variante B und unterscheidet sich von der *Trebouxia*, Variante A der ersten Untergruppe, durch insgesamt 20 Basenaustauschpositionen innerhalb der ITS1 und ITS2 rDNA Regionen. Variante B wird der zweiten Untergruppe zugeordnet (**Alignment 1**). Die aus den Flechten *Squamarina cartilaginea*, *Lecidea lurida* und *Psora decipiens* kultivierten Photobionten gehören nach der Analyse der ITS rDNA Bereiche zur Gattung *Asterochloris*. Für die Photobionten dieser Gattung wurden hier ebenfalls zwei unterschiedliche Sequenzen gefunden worden (**Alignment 2**). Die kultivierten Photobionten aus den Flechten *S. cartilaginea* (T 4) und *P. decipiens* (T6) besitzen hinsichtlich der ITS rDNA Regionen identische Sequenzen und werden in der Folge als Variante 4 bezeichnet. Der Photobiont aus der Flechte *L. lurida* (T5)

unterscheidet sich von der vorherigen Variante 4 insgesamt in vier Basenpositionen und entspricht der Variante 3. Eine weitere detaillierte Beschreibung erfolgt unter III. 3.2.2.

**Tabelle 5:** Ergebnisse der ITS rDNA Analyse der Photobiontenkulturen von Ardre:

Flechte	Photobiont
<i>Fulgensia bracteata</i>	<i>Trebouxia</i> Var. A, Clade I, 1. Untergruppe
<i>Fulgensia fulgens</i>	<i>Trebouxia</i> Var. B., Clade I, 2. Untergruppe
<i>Toninia sedifolia</i>	<i>Trebouxia</i> Var. A., Clade I, 1. Untergruppe
<i>Squamarina cartilaginea</i>	<i>Asterochloris</i> , Var, 4
<i>Lecidea lurida</i>	<i>Asterochloris</i> , Var, 3
<i>Psora decipiens</i>	<i>Asterochloris</i> , Var, 4

**Alignment 1:** Photobionten der Gattung *Trebouxia* Clade I aus den Photobiontenkulturen. Die Photobionten aus den Flechten *Toninia sedifolia* (T1) und *Fulgensia bracteata* (T2) sind in ihren ITS rDNA Bereichen identisch. Sie gehören zur ersten Untergruppe. Der Photobiont aus *Fulgensia fulgens* (T3) unterscheidet sich von den beiden vorherigen in 20 Basenpositionen und wird der zweiten Untergruppe zugeordnet.

```

          10      20      30      40      50      60
T1TonSeA,  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|
T2FulBrA,  TCATTG-AAT C-TATCGT-G CCCACACCGC GAAACTACTT ATGCCCTTCT GGAAAAGGCA
T3FulFuA,  .....-... -.....-...  .....  .....  .....  .....C.....

          70      80      90      100     110     120
T1TonSeA,  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|
T2FulBrA,  AACTTTATTG TTTGCCCTTC AGTTGCGCAG GTCAGGGGCT GGCTCCTTTT GGTGTCAGTT
T3FulFuA,  .....  .....  .....  .....  .....  .....

          130     140     150     160     170     180
T1TonSeA,  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|
T2FulBrA,  GACTTGACTG GGCGGGTCCA ATACCAGTCG GACTCACCTT GCCTT-TGGG CTTGGGGTTC
T3FulFuA,  .....  .....  .....C.. ..T..... ..C.A.. .....

          190     200     210     220     230     240
T1TonSeA,  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|
T2FulBrA,  TGCCGGCTGT GAGGGGTGGC TGTTTAACCC ACTTTC AAGC AATCAA-TCT GAAGGCAGAT
T3FulFuA,  .....  .....  .....T.. ..-..... ..T.....

          250     260     270     280     290     300
T1TonSeA,  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|  ....|....|
T2FulBrA,  CTATAGGCTA GCTTTGCTGG CTGTAGACTG ATTAATACA GACAACTCTC AACAAACGGAT
T3FulFuA,  .....G ..A..... ..T..... ..T.....
    
```

```

          310      320      330      340      350      360
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  ATCTTGGCTC CCGTAACGAT GAAGAACGCA GCGAAATGCG ATACGTAGTG TGAATTGCAG
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....

          370      380      390      400      410      420
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  AATTCGGTGA ACCATCGAAT CTTGAACGC AAATTGCGCT CGAGGCCTCG GCCAAGAGCA
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....

          430      440      450      460      470      480
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  TGTCTGCCTC AGCGTCGGCT ACTACCCCTCA ACTAAGTTTC CTAGTTACAT AGGGGATGCC
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....TAC.....

          490      500      510      520      530      540
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  GGTGGATCTT GGCCGTCCGG TTTGCCTTTC AGGT-GCCGG TCAGCTGAAA TATATTCACG
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....T.....T.....C.....

          550      560      570      580      590      600
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  CTCTGGGGGC TGCTTTCCTT TCGAGGAGAG GCGAGTCCG ATTTGGTAGG TGACCTTTGC
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....C.....

          610      620      630      640      650      660
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  CGGTTACATG CCTTCGTTC CCGCTAAGCT TCCCAGTATG CGTTGTGCAG GACGCCTTTT
T2FulBrA,  .....
T3FulFuA,  .....G.....T.....

          670      680
    ....|....| ....|....|
T1TonSeA,  GGCTTTCGAC CTGA-----
T2FulBrA,  .....GGTCA-
T3FulFuA,  .....GGTCA-
    
```

**Alignment 2:** Photobionten der Gattung *Asterochloris* aus den Photobiontenkulturen. Die Photobionten aus den Flechten *Psora decipiens* (T6) und *Squamarina cartilaginea* (T4) sind in ihren ITS r DNA Bereichen identisch. Der Photobiont aus *Lecidea lurida* (T5) unterscheidet sich von den beiden vorherigen in vier Basenpositionen.

```

          10      20      30      40      50      60
    ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T5LeLuA  TCATTGATTC CATCGTATCC ACACCGAGAA CAACCCC.AT GTTGGCCTGG CTGCCAAAGG
T6PdeA  .....
T4SquA  .....
    
```

III. 3 Ergebnisse – Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

```

          70          80          90          100         110         120
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  TCCCCTTTGG CGGTCACCTG CAGCCCGGCT GGCTTGCCAG CCCGACTGTG GGGGCCGGGT
T4SquA  ...A..... .....
          130         140         150         160         170         180
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  TCACACCTGG CCGGCTGTTT CTCCATTCA AACCAATACT TGAAGGCAAT TGCTTGCTCA
T4SquA  .....
          190         200         210         220         230         240
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  CACGAGCGGC GACTAACAAA GACAACCTC AACCAACGGAT ATCTTGGCTC CCGCAACGAT
T4SquA  .....
          250         260         270         280         290         300
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  GAAGAACGCA GCGAAATGCG ATACGTAGTG TGAATTGCAG AATCCGTGA ACCATCGAAT
T4SquA  .....
          310         320         330         340         350         360
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  CTTTGAAACGC ATATTGCGCC CCACGGCCTC GGCCAGGGC ATGCTGCCT CAGCGTCTGT
T4SquA  .....
          370         380         390         400         410         420
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  TTACCCCTC TCCCCCTTT CACATACTGT GAGATCGGA AGGTGTGGT CTGTGCTGC
T4SquA  .....C.C.....
          430         440         450         460         470         480
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  GGCAC TTGGC CGAAATTCAG TGATACTGCA GGGACCGTTA ATCGGACTCC AGCTTGGTAG
T4SquA  .....
          490         500         510         520         530         540
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  GCTTTTCCCT CGTGGAATTA TGCA TGCCGC TGTTGGCCGT GGACCAC TGC AGCTGTCAAG
T4SquA  .....T.....
          550         560         570         580         590         600
T5LeLuA  ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....| ....|....|
T6PdeA  CAGGGAAACC TTTCAAATTT AG.ACCTGAG GTCAGG.....
T4SquA  .....

```

### III. 3.2.2 Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ entlang eines Transektes auf Gotland

Zusätzlich zur Analyse der für die Selektivitätsversuche verwendeten isolierten und kultivierten Photobionten vom Standort Ardre (III. 2.2.1) sollte die allgemeine Photobiontenzusammensetzung innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland untersucht werden. Dazu sind auf der Insel entlang eines Nord-Süd-Transektes an vier verschiedenen Standorten (s. Karte-Gotland: Farö, Grogarn, Ardre, Sundre) Flechtenproben der sechs Hauptvertreter dieser Flechtengemeinschaft gesammelt worden und die Photobionten direkt aus der Algenschicht des Flechtenthallus herauspräpariert und molekularbiologisch charakterisiert worden (vgl. III. 2.2.4).

Gotland – Überblick über die Standorte der Probenentnahme:



Der Transekt der Sammelgebiete erstreckt sich entlang der Insel über eine Entfernung von ca. 120km. Der nördlichste der insgesamt vier Sammelstandorte liegt auf der Halbinsel Farö in Küstennähe ca. 4km vom Meer entfernt. Das zweite Sammelgebiet befindet sich bei Grogarn. Es liegt direkt an der Ostküste der Insel nahe der Ortschaft Katthammarsvik, ca. 60km südöstlich der Halbinsel Farö. Ardre, der dritte Standort, liegt ca. 15km westlich von Grogarn nahe der Küstenortschaft Ljugarn, 5km landeinwärts. Sundre, der südlichste und vierte Sammelstandort, befindet sich inmitten eines großen Kiesalvargebietes ca. 15km von der äußersten Südspitze der Insel entfernt.

Dieses Gelände ist weiträumig offen exponiert und befindet sich in drei Himmelsrichtungen jeweils ca. 10km vom Meer entfernt.

Die Untersuchungen zur Photobiontenzusammensetzung innerhalb der Bunten Erdflechtengesellschaft sind zu diesem Zeitpunkt der Arbeit noch nicht vollständig abgeschlossen. Erste Ergebnisse erlauben lediglich einen Überblick über die Photobiontendiversität innerhalb dieser Flechtengemeinschaft.

**Tabelle 6:** Überblick über die verschiedenen Flechtenproben mit entsprechender Standortzugehörigkeit und den zum bisherigen Zeitpunkt mittels ITS rDNA Sequenzierung ermittelten Photobionten:

Flechte	Standort	DNA-Nr	Photobiont
Toninia sedifolia	Farö	14	Trebouxia Var. B, Clade I; 2. UG
Fulgensia bracteata	Farö	25	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia fulgens	Farö	13	Trebouxia Var. B, Clade I; 2. UG
Squamarina cartilaginea	Farö	30	Asterochloris 4
Lecidea lurida	Farö	32	Asterochloris 3
Psora decipiens	Farö	36	Myrmecia
Toninia sedifolia	Grogarn	10	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia bracteata	Grogarn	9	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia fulgens	Grogarn	8	Trebouxia asymmetrica, Clade I
Squamarina cartilaginea	Grogarn	29	Asterochloris Var 4
Lecidea lurida	Grogarn	7	Asterochloris Var 2
Psora decipiens	Grogarn	35	Myrmecia
Toninia sedifolia	Ardre / Algenkultur	1	Trebouxia Var. A., Clade I; 1. UG
Fulgensia bracteata	Ardre / Algenkultur	2	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia fulgens	Ardre / Algenkultur	3	Trebouxia Var. B., Clade I; 2. UG
Squamarina cartilaginea	Ardre / Algenkultur	4	Asterochloris Var 4
Lecidea lurida	Ardre / Algenkultur	5	Asterochloris Var 3
Psora decipiens	Ardre / Algenkultur	6	Asterochloris Var 4
Toninia sedifolia	Ardre	19	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia bracteata	Ardre	20	Trebouxia Var. A, Clade I; 1. UG
Fulgensia fulgens	Ardre	27	Trebouxia Var. B, Clade I; 2. UG
Squamarina cartilaginea	Ardre	28	Asterochloris Var. 4
Lecidea lurida	Ardre	31	Asterochloris Var 3
Psora decipiens	Ardre	34	Myrmecia
Toninia sedifolia	Sundre	15	Trebouxia Var. B, Clade I; 2. UG
Fulgensia bracteata	Sundre	26	T. aus Buellia elegans, Clade I; 2. UG
Fulgensia fulgens	Sundre	16	Trebouxia Var. B, Clade I; 2. UG
Squamarina cartilaginea	Sundre	38	Asterochloris Var 1
Lecidea lurida	Sundre	33	Asterochloris Var 2
Psora decipiens	Sundre	37	Myrmecia

Die aus den sechs Flechtenvertretern der Bunten Erdflechtengesellschaft sequenzierten Photobionten gehören entweder zur Gattung *Trebouxia*, zur Gattung *Asterochloris* oder zur Gattung *Myrmecia* (**Tabelle 6**).

Drei der sechs untersuchten Flechtenvertreter enthielten Photobionten der Gattung *Trebouxia*: *Fulgenisa bracteata*, *Fulgensia fulgens* und *Toninia sedifolia*. Alle hier sequenzierten Algen der Gattung *Trebouxia* können wie schon die Photobionten der Kulturen (III. 3.2.1) aufgrund ihrer ITS rDNA Analyse dem Clade I der Gattung *Trebouxia* zugeordnet werden (**Alignment 3**). Insgesamt sind hier vier unterschiedliche Sequenzen gefunden worden: Die bereits bei der Untersuchung der Photobiontenkulturen analysierten Varianten A und B (erste und zweite Untergruppe), eine *Trebouxia asymmetrica* sowie eine in der Folge als Variante C bezeichnete *Trebouxia*, die dem Photobionten aus der Flechte *Buellia elegans* (Vergleich der Sequenzen mit der Genbank von Beck und <http://herbaria.harvard.edu/treebase>) entspricht und ebenfalls der zweiten Untergruppe zugeordnet werden kann.

In Abhängigkeit vom Standort der Flechte kann sich der jeweilige Photobiont ändern. In verschiedenen Thalli der Flechte *Fulgensia bracteata* können sowohl *Trebouxia* Algen der Variante A (erste Untergruppe) als auch der Variante C (2. Untergruppe) gefunden werden. So sind auf Ardre (+Algenkultur) (T20, T2), Grogarn (T9) und Farö (T25 I) in Thalli von *F. bracteata* die Variante A der ersten Untergruppe gefunden worden, während in Thalli von Sundre (T26) die Variante C (*Trebouxia* aus *Buellia elegans*) enthalten sein kann. Nach der Amplifizierung der Photobionten DNA aus *Fulgensia bracteata* von Farö zeigte sich in der Gelelektrophorese eine Doppelbande (T25 I und II). Während das PCR Produkt der ersten Bande (T25 I) eindeutig als *Trebouxia* Variante A der ersten Untergruppe sequenziert und analysiert werden konnte, erwies sich die Sequenzierung der zweiten Bande (T25 II) als schwierig und konnte bis zu diesem Zeitpunkt nicht erfolgreich durchgeführt werden. Eine Zuordnung ist daher zu diesem Zeitpunkt noch nicht möglich.

Auch in Thalli der Flechte *Toninia sedifolia* können in Abhängigkeit vom Standort *Trebouxia* Algen der ersten und zweiten Untergruppe (Variante A und B) gefunden werden. *T. sedifolia* kann auf der Kiesalvar bei Ardre (T19) und auf Grogarn (T10) als Photobiont die *Trebouxia* der Variante A (erste Untergruppe) besitzen, auf Farö (T14 II) und auf Sundre (T15) finden sich dagegen *Trebouxia* Algen der Variante B (zweite Untergruppe). Auch hier zeigte sich nach der Amplifizierung der Photobionten-DNA im Flechtenmaterial von Farö in der Gelelektrophorese eine Doppelbande (T14 I und II). Während das PCR Produkt der zweiten Bande (T14 II) eindeutig als *Trebouxia* Variante B sequenziert wurde, konnte das Produkt der ersten Bande (T14 I) nicht sequenziert werden. In zusätzlichen Untersuchungen wurde aus weiteren Thalli (T51, T52, T53) der Flechte *T. sedifolia* von Farö die Photobionten-DNA isoliert und amplifiziert. Das Phänomen der Doppelbanden trat nicht mehr auf. In allen Proben wurde entsprechend der T14 II von Farö als Photobiont die *Trebouxia* Variante B gefunden.

In Thalli von *Fulgensia fulgens* findet man auf Farö (T13), Ardre (T27) und Sundre (T16) die *Trebouxia* Variante B (zweite Untergruppe), in Thalli von Grogarn (T8) konnte dagegen als Photobiont die *Trebouxia asymmetrica* gefunden werden.

**Alignment 3:** Photobionten der Gattung *Trebouxia* innerhalb der Bunten Erdflechtengesellschaft auf Gotland. Insgesamt konnten vier unterschiedliche Sequenzen gefunden werden. Variante A der erste Untergruppe in sieben Proben (T1, T2, T9, T10, T19, T20, T25), Variante B der zweiten Untergruppe in insgesamt zehn Proben (T3, T13, T14, T14 II, T15, T16, T27, T51, T52, T53), Variante C in einer Probe (T26) und als vierte Variante *T. asymmetrica* in einer Probe (T8).

	10	20	30	40	50	60
T1ToSeA	TCATTGAATC	TATCGTGCCC	ACACCGCGAA	ACTACTTATG	CCCTTCTGGA	AAAGGCAAAC
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	-----	-----	-----	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T3FuFuA	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T16FuFuS	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T14ToSeF	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T13FuFuF	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T15ToSeS	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
TspBuElT	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
T26FuBrS	.....	.....	.....	.....	.....	.C.....
TreAsySA	.....	.....	.....	.....	.....	.CC.....
T8FuFuG	.....	.....	.....	.....	.....	.CC.....

	70	80	90	100	110	120
T1ToSeA	TTTATTGTTT	GCCCTTCAGT	TGCGCAGGTC	AGGGGCTGGC	TCCTTTTGGT	GTCAGTTGAC
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T3FuFuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T16FuFuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T14ToSeF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T13FuFuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T15ToSeS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TspBuElT	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T26FuBrS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TreAsySA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T8FuFuG	.....	.T.....	.....	.....	.....	.....

III. 3 Ergebnisse – Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

	130	140	150	160	170	180
T1ToSeA	TTGACTGGGC	GGGTCCAATA	CCAGTCGGAC	TCACCTTGCC	TT-TGGGCTT	GGGGTTCTGC
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T3FuFuA	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T16FuFuS	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T14ToSeF	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T13FuFuF	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T15ToSeS	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
TspBuElT	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
T26FuBrS	.....	.....	C..T	.....	C.A.	.....
TreAsySA	.....	C..C	.....	.....	T	.....
T8FuFuG	.....	C..C	.....	.....	-	.....

	190	200	210	220	230	240
T1ToSeA	CGGCTGTGAG	GGGTGGCTGT	TTAACCCTACT	TTCAAGCAAT	CAA-TCTGAA	GGCAGATCTA
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	-.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	T.	-	T.	.....
T3FuFuA	.....	.....	T.	-	T.	.....
T16FuFuS	.....	.....	T.	-	T.	.....
T14ToSeF	.....	.....	T.	-	T.	.....
T13FuFuF	.....	.....	T.	-	T.	.....
T15ToSeS	.....	.....	T.	-	T.	.....
TspBuElT	.....	.....	T.	-	T.	.....
T26FuBrS	.....	.....	T.	-	T.	.....
TreAsySA	.....	.....	.....	T	W	T
T8FuFuG	.....	.....	.....	T	A	T

	250	260	270	280	290	300
T1ToSeA	TAGGCTAGCT	TT-GCTGGCT	GTAGACTGAT	TAAATACAGA	CAACTCTCAA	CAACGGATAT
T2FuBrA	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	-.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T3FuFuA	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T16FuFuS	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T14ToSeF	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T13FuFuF	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T15ToSeS	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
TspBuElT	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
T26FuBrS	.....G..	A.-	.....T.	.....T.	.....	.....
TreAsySA	C.....G..	..T..C	..G...GA	.....	.....	.....
T8FuFuG	C.....G..	..-..C	..G...GA	.....	.....	.....

III. 3 Ergebnisse – Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

	310	320	330	340	350	360
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
T1ToSeA	CTTGGCTCCC	GTAACGATGA	AGAACGCAGC	GAAATGCGAT	ACGTAGTGTG	AATTGCAGAA
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T3FuFuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T16FuFuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T14ToSeF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T13FuFuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T15ToSeS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TspBuElT	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T26FuBrS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TreAsySA	.....	.....	BNN	.....	AACCATC	.....NNNNNN
T8FuFuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	370	380	390	400	410	420
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
T1ToSeA	TTCGTGAAC	CATCGAATCT	TTGAACGCAA	ATTGCGCTCG	AGGCCTCGGC	CAAGAGCATG
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T3FuFuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T16FuFuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T14ToSeF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T13FuFuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T15ToSeS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TspBuElT	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T26FuBrS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
TreAsySA	NNNNNNNNNN	NNNNNNNN	.....	.....	T	-
T8FuFuG	.....	.....	.....	.....	T	.....

	430	440	450	460	470	480
	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....	.... ....
T1ToSeA	TCTGCCTCAG	CGTCGGCTAC	TACCCCAAC	TAAGTTCCT	AG-TTACATA	GGGGATGCCG
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	-	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	-	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	-	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	-	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	-	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	-	.....
T27FuFuAr	.....	.....	.....	.....	C-AC	.....
T3FuFuA	.....	.....	.....	.....	T-AC	.....
T16FuFuS	.....	.....	.....	.....	T-AC	.....
T14ToSeF	.....	.....	.....	.....	T-AC	N
T13FuFuF	.....	.....	.....	.....	T-AC	.....
T15ToSeS	.....	.....	.....	.....	T-AC	.....
TspBuElT	.....	.....	.....	.....	T-AC	-
T26FuBrS	.....	.....	.....	.....	T-AC	A
TreAsySA	.....	.....	C	.....C	TG-	-
T8FuFuG	.....	.....	C	.....C	TG-	-

III. 3 Ergebnisse – Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

	490	500	510	520	530	540
T1ToSeA	G-TTGGATCT	GGCCGTCCGG	TTTGCCTTTC	AGGT-GCCGG	TCAGCTGAAA	TATATTCACG
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	.....	T	T	.....	C
T3FuFuA	.....	.....	T	T	.....	C
T16FuFuS	.....	.....	T	T	.....	C
T14ToSeF	.G.....	S K...G	T	T	.....	C
T13FuFuF	.....	.....	T	T	.....	C
T15ToSeS	.....	.....	T	T	.....	C
TspBuElT	.....	.....	T	T	.....	C
T26FuBrS	.....	.....	T	T	.....	C
TreAsySA	.....	.....	.....	T	.....	C
T8FuFuG	.....	.....	.....	T	.....	.....

	550	560	570	580	590	600
T1ToSeA	CTCTGGGGGC	TGCTTTCCTT	TC-GAGGAGA	GGCGAGTTCC	GATTTGGTAG	GTGACCTTTG
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	C	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....	C	.....	.....	.....	.....
T3FuFuA	.....	C	.....	.....	.....	.....
T16FuFuS	.....	C	.....	.....	.....	.....
T14ToSeF	.....	K...T	C	R	N	N.N.N N.N
T13FuFuF	.....	.....	C	.....	.....	.....
T15ToSeS	.....	.....	C	.....	.....	.....
TspBuElT	.....	.....	C	.....	.....	.....
T26FuBrS	.....	.....	C	.....	.....	.....
TreAsySA	.....	A. C	-N NN-NN	.....	.....	.....
T8FuFuG	.....	A. C	C	.....	.....	.....

	610	620	630	640	650	660
T1ToSeA	CCGGTTACAT	GCCTTCGTTG	CCCGCTAAGC	TTCCCAGTAT	GCGTTGTGCA	GGACGCCTTT
T2FuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T20IFuBrA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T9FuBrG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T10ToSeG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T19ToSeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T25aFuBrF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T27FuFuAr	.....G	.....	.....	T	.....	.....
T3FuFuA	.....G	.....	.....	T	.....	.....
T16FuFuS	.....G	.....	.....	T	.....	.....
T14ToSeF	.....G	..G-----	-----	-----	-----	-----
T13FuFuF	.....G	.....	.....	T	.....	.....
T15ToSeS	.....G	.....	.....	T	.....	.....
TspBuElT	.....G	.....	T	T	.....	.....
T26FuBrS	.....G	.....	T	T	.....	.....
TreAsySA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T8FuFuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	670	680	
	.... ....	.... ....	..
T1ToSeA	TGGCTTTCGA	CCTGA-----	--
T2FuBrA	.....	....GGTCA	--
T20IFuBrA	.....	....GGTCA	--
T9FuBrG	.....	....GGTCA	--
T10ToSeG	.....	....GGTCA	GG
T19ToSeA	.....	....GGT--	--
T25aFuBrF	.....	....GGTCA	GG
T27FuFuAr	.....	....GGTCA	GG
T3FuFuA	.....	....GGTCA	--
T16FuFuS	.....	....GGT--	--
T14ToSeF	-----	-----	--
T13FuFuF	.....	....GGTCA	GG
T15ToSeS	.....	....GGTCA	GG
TspBuElT	.....	....GGTCA	GG
T26FuBrS	.....	....GGTCA	GG
TreAsySA	.....	-----	--
T8FuFuG	.....	....GGTCA	GG

Für die Photobionten der Gattung *Asterochloris* konnten insgesamt vier verschiedene Sequenzen gefunden werden, die in der Folge als Variante 1 – 4 bezeichnet werden, auch wenn die Unterschiede innerhalb ihrer ITS rDNA Bereiche sehr gering sind. Die Variante 1 der Gattung *Asterochloris* ist in nur einer Probe in einem Thallus der Flechte *Squamarina cartilaginea* von Sundre (T38) gefunden worden und unterscheidet sich von der Variante 2 durch zwei Basenpositionen innerhalb der ITS-Regionen (**Alignment 4**, Pos. 38 und 563). Variante 2 wurde in zwei Flechtenproben gefunden, in Thalli der Flechte *Lecidea lurida* von Sundre (T33) und Grogarn (T7). In Abhängigkeit vom Standort konnte in der Flechte *Lecidea lurida* zusätzlich die Variante 3 in insgesamt drei Proben gefunden werden: In der Algenkultur (T5) wie auch im Thallus von Ardre (T 31) sowie in der Probe von Farö (T 32). Die Variante 3 unterscheidet sich von der Variante 2 durch nur zwei Basenpositionen (**Alignment 4**, Pos. 102 und Pos. 436). Die vierte Variante der Gattung *Asterochloris* wurde in insgesamt fünf Flechtenproben gefunden und unterscheidet sich von Variante 3 durch vier Basenpositionen (**Alignment 4**, Pos. 64, 377, 379, 491). So entspricht der kultivierte Photobiont aus *Squamarina cartilaginea* (T 4) und *Psora decipiens* (T6) der Variante 4, darüber hinaus konnte diese Variante in allen drei weiteren Proben von *S. cartilaginea* gefunden werden: In Thalli von Farö (T 30), Grogarn (T29) und Ardre (28). An dieser Stelle soll nochmals darauf hingewiesen werden, dass die hier vorgenommene Unterscheidung innerhalb der Gattung *Asterochloris* in die Varianten 1-4 auf keiner phylogenetischen Aufspaltung beruht. Sie dient lediglich der Unterscheidung der im Rahmen dieser Untersuchungen gefundenen Sequenzen.

Alle untersuchten Thalli von *Psora decipiens* besitzen unabhängig vom Standort als Photobionten die Gattung *Myrmecia* mit identischer Sequenz. Der aus der Algenkultur (Ardre) untersuchte Photobiont von *P. decipiens* (T6) wurde dagegen wie bereits erwähnt als *Asterochloris* Variante 4 identifiziert.

**Alignment 4:** Photobionten der Gattung *Asterochloris*. Insgesamt konnten vier unterschiedliche Sequenzen gefunden werden. Variante 1 in einer Probe (T38), Variante 2 in zwei Proben (T 7 und T33), Variante 3 in drei Proben (T5, T31, T32) und Variante 4 wurde in fünf Proben ermittelt (T4, T6, T28, T29, T30).

	10	20	30	40	50	60
T38aSquS	TCATTTGATTC	CATCGTATCC	ACACCGAGAA	CAACCCCAT	GTTGGCCTGG	CTGCCAAAGG
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	70	80	90	100	110	120
T38aSquS	TCCCCTTTGG	CGGTCACCTG	CAGCCCGGCT	GGCTTGCCAG	CACGACTGTG	GGGGCCGGGT
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.C	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.C	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.C	.....
T28aSquAr	.A	.....	.....	.....	.C	.....
T6PdeA	.A	.....	.....	.....	.C	.....
T30SquF	.A	.....	.....	.....	.C	.....
T4SquA,	.A	.....	.....	.....	.C	.....
T29SquaG	.A	.....	.....	.....	.C	.....

	130	140	150	160	170	180
T38aSquS	TCACACCTGG	CCGGCTGTTT	CTCCCATTCA	AACCAATACT	TGAAGGCAAT	TGCTTGCTCA
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	190	200	210	220	230	240
T38aSquS	CACGAGCGGC	GACTAACAAA	GACAACCTCT	AACAACGGAT	ATCTTGGCTC	CCGCAACGAT
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

III. 3 Ergebnisse – Untersuchungen mit der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

	250	260	270	280	290	300
T38aSquS	GAAGAACGCA	GCGAAATGCG	ATACGTAGTG	TGAATTGCAG	AATTCCTGA	ACCATCGAAT
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	310	320	330	340	350	360
T38aSquS	CTTTGAACGC	ATATTGCGCC	CCACGGCCTC	GGCCAGGGC	ATGCTGCCT	CAGCGTCTGT
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	.....	.....	.....	.....

	370	380	390	400	410	420
T38aSquS	TTACCCCTC	TCCCCCTTT	CACATACTGT	GAGATCGGGA	AGGTTGTGGT	CTTGTGCTGC
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	C.C.	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	C.C.	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	C.C.	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	C.C.	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	C.C.	.....	.....	.....	.....

	430	440	450	460	470	480
T38aSquS	GGCCTTGGC	CGAAAGTCAG	TGATACTGCA	GGGACCGTTA	ATCGGACTCC	AGCTTGGTAG
T7LeLuG	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	T	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	T	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	T	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	T	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	T	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	T	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	T	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	T	.....	.....	.....	.....

	490	500	510	520	530	540
T38aSquS	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
T7LeLuG	GCTTTTCCCT	CGTGGAAATA	TGCATGCCGC	TGTTGGCCGT	GGACCACTGC	AGCTGTCAAG
T33LeLuS	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	.....	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	T.....	.....	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	T.....	.....	.....	.....	.....
T30SquF	.....	T.....	.....	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	T.....	.....	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	T.....	.....	.....	.....	.....

	550	560	570	580	590	600
T38aSquS	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....	..... .....
T7LeLuG	CAGGGAAACC	TTTCAAATTT	AGGACCTGAG	GTCAG.....	.....	.....
T33LeLuS	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T31LeLuAr	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T5LeLuA	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T32LeLuF	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T28aSquAr	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T6PdeA	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T30SquF	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T4SquA,	.....	.....	..-	.....	.....	.....
T29SquaG	.....	.....	..-	.....	.....	.....

Die ersten Ergebnisse haben gezeigt, dass die Flechtenarten innerhalb der Bunten Erdflechtengesellschaft Photobionten der Gattung *Trebouxia*, *Asterochloris* und *Myrmecia* enthalten. Je nach Standort kann sich die Variante eines Photobionten innerhalb einer Flechtenart ändern, wenn auch die Gattung dieselbe bleibt.

Die Untersuchungen zur allgemeinen Photobiontendiversität sind noch nicht abgeschlossen. Die hier dargestellten Ergebnisse resultieren überwiegend aus nur einer Flechtenprobe des jeweiligen Standortes. Zusätzlich liegen von jeder Flechte die Sequenzen des Photobionten aus den Algenkulturen vor. Diese wurden aus Flechtenproben vom Standort Ardre angesetzt. Dazu sind jeweils aus verschiedenen Thalli einer Flechte die Algen isoliert und gemeinsam kultiviert worden. Damit sind für den Standort Ardre eine ausreichende Anzahl von Replicates bestimmt worden.

Die Untersuchungen werden fortgeführt. Es werden von jedem Standort aus weiteren Flechtenproben die Photobionten bestimmt. Aus einigen Flechtenvertretern liegen bereits zusätzliche Ergebnisse vor (**Tabelle 6**).

**Tabelle 6:** Auflistung der Replicates

<b>Flechte</b>	<b>Standort</b>	<b>DNA – Nr.</b>	<b>Proben – Nr.</b>	<b>Photobiont</b>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Ardre / Algenkultur	2	T2	<i>Trebouxia</i> , 1.UG
<i>Fulgensia bracteata</i>	Ardre	20	T20	<i>Trebouxia</i> , 1.UG
<i>Fulgensia fulgens</i>	Ardre / Algenkultur	3	T3	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Fulgensia fulgens</i>	Ardre	27	T27	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Ardre / Algenkultur	1	T1	<i>Trebouxia</i> , 1.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Ardre	19	T19	<i>Trebouxia</i> , 1.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	14	T14 I	nicht sequenziert
			T14 II	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	14	T14	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	51	T51	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	52	T52	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	53	T53	<i>Trebouxia</i> , 2.UG
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Ardre / Algenkultur	4	T4	<i>Asterochloris</i> A
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Ardre	28	T28	<i>Asterochloris</i> A
<i>Psora decipiens</i>	Ardre / Algenkultur	6	T6	<i>Asterochloris</i> A
<i>Psora decipiens</i>	Ardre	34	T34	<i>Myrmecia</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Ardre / Algenkultur	5	T5	<i>Asterochloris</i> B
<i>Lecidea lurida</i>	Ardre	31	T31	<i>Asterochloris</i> B

## III. 4. Diskussion – Die „Bunte Erdflechtengesellschaft“

### III. 4.1 Kulturversuche mit den Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

#### II. 4.1.1 Das Sporulationsverhalten von *Fulgensia bracteata*

Die saisonale Abhängigkeit der Ascosporenreife und das Sporulationsverhalten der Flechte *F. bracteata* kann als Anpassung an den natürlichen Standort interpretiert werden. Während die zahlreichen Apothecien des im Frühjahr gesammelten Flechtenmaterials wenig bis gar nicht streuen und vorwiegend Asci mit unreifen Sporen enthalten, zeigt das im Herbst gesammelte Material zahlreiche Asci mit reifen Sporen und damit verbunden eine hohe Sporulationsrate. Für viele Flechtenarten wird eine jahreszeitlich unabhängige Sporulationsfähigkeit beschrieben, so z.B. für verschiedene Arten der Gattung *Peltigera*, *Solorina* (Etges 2001), *Cladonia* und *Xanthoria* (Ahmadjian 1980; Christmas 1980; Ott et al. 2000; Pyatt 1973; Yamamoto et al. 1995). Dennoch können auch durch Witterung bedingte Schwankungen im Streuverhalten auftreten. So führen beispielsweise Niederschläge kurz vor der Entnahme des Flechtenmaterials bei *Xanthoria parietina* noch zum Ausstreuen der Apothecien am natürlichen Standort (Bailey 1976). Auch Standortfaktoren wie Luftverschmutzung, Belastungen durch Schwermetalle (Pyatt 1969, 1976) und besonders der Einfluss von Schwefeldioxid wirken negativ auf die Vitalität und Fruchtkörperentwicklung (Stringer und Stringer 1974) und damit auch auf das Sporulationsverhalten einer Flechte. Ebenso können natürliche Umweltfaktoren wie Strahlung und Feuchtigkeit die sexuelle Reproduktion beeinflussen und eine unterschiedliche Sporulationsrate verursachen (Monte 1993).

Das spezielle Klima der Alvargebiete und die besondere Kombination exogener Faktoren macht die Kieselalvar zum Extremstandort. Direkte Lichteinstrahlung, hohe Temperaturunterschiede im Tages- und Jahresverlauf und periodische, z. T. lang andauernde Trockenheit sind Faktoren, die für den Lebensraum der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ charakteristisch sind. Am natürlichen Standort der Kieselalvar treffen die Sporen zu Beginn der Herbstperiode auf eine für Keimung und Ausdifferenzierung von Initialstadien günstigere klimatische Witterung, da aufgrund der höheren Niederschlagsmenge eine bessere Wasserverfügbarkeit resultiert als im Frühsommer. In verschiedenen Kulturversuchen mit Flechten und ihren Bionten konnte beobachtet werden, dass eine ausgewogene Wasserversorgung für Flechten insbesondere während der Jugendentwicklung von großer Wichtigkeit ist und auch weitere allgemeine Wachstums- und Differenzierungsprozesse beeinflusst (Ott 1987b Schuster 1985).

Zusätzlich konnte in den Laborversuchen mit dem isolierten Mycobionten von *F. bracteata* gezeigt werden, dass die gestreuten Sporen innerhalb von 24 Stunden keimen und auf verschiedenen Medien in nur wenigen Wochen (ca. vier bis sechs Wochen) ein dichtes Mycel ausbilden. Der Mycobiont zeigt damit ein außerordentliches Repro-

duktions- und Wachstumspotential, was an einen „r-Strategen“ erinnert. Diese Klassifizierung basiert auf einer Unterteilung von höheren Pflanzen in sogenannte „r- und K-Strategen“. Sie zeigen deutliche Unterschiede in der Zuteilung der Ressourcen (Modell von Mc Arthur und Wilson 1967). Jahns und Ott (1997) haben unter besonderer Berücksichtigung der Parallelentwicklung von Flechten und Landpflanzen versucht, diese Unterteilung auf die Flechten zu übertragen. Die r-Strategen setzen einen großen Teil der Ressourcen für eine hohe und schnelle Reproduktionsrate ein (Leistikow 1994). Sie sind charakterisiert durch eine kurze Lebensdauer. K-Strategen investieren dagegen weniger Energie in die Reproduktion. Sie entwickeln sich über einen längeren Zeitraum hinweg. Diese Zuordnung ist nicht allgemein gültig, aber für einen Vergleich durchaus ausreichend (Gadgil & Solberg 1972). r-Strategen sind durch ihre schnelle Reproduktion an unbeständiges, instabiles Substrat angepasst, während sich K-Strategen mit der sehr späten Reproduktion eher auf stabilem Substrat entwickeln. *F. bracteata* zeigt mit dem typischen Reproduktionsverhalten eines r-Strategen eine ideale Anpassung an das am natürlichen Standort der Kiesalvar vorkommende instabile Substrat. Der Boden der Kiesalvar, entstanden durch physikalische Verwitterung des anstehenden Kalkgesteins und dem Verlauf einer dynamischen Sukzession, besteht neben Feinhumus und zersetztem Gestein, aus locker aufgelagerten Pioniermoosen und Flechtenthalli, die durch die extremen Winde verweht werden können und damit ein instabiles Besiedlungssubstrat darstellen.

### III. 4.1.2 Die Photobiontenkulturen – ein qualitativer Vergleich des morphologischen Erscheinungsbildes und der Wachstumsrate

Die aus den sechs Flechtenvertretern *Fulgenisa bracteata*, *F. fulgens*, *Toninia sedifolia*, *Squamarina cartilaginea*, *Psora decipiens* und *Lecidea lurida* isolierten Photobionten zeigen unter gleichen Kulturbedingungen (Medium, Licht, Temperatur) sowohl ein unterschiedliches Wachstumsverhalten als auch ein unterschiedliches morphologisches Erscheinungsbild. Diese wenn auch nicht quantifizierten Beobachtungen geben erste Hinweise darauf, dass es sich bei den sechs verschiedenen Photobionten um unterschiedliche Arten handelt.

Der qualitative Vergleich der Wachstumsrate zeigt deutlich, dass die aus den Flechten *Psora decipiens* und *Squamarina cartilaginea* isolierten Photobionten gegenüber den anderen Algen einen deutlichen Wachstumsvorsprung aufweisen (**Abb. 30**), ihre Photobiontenkolonien zeigen nach gleicher Kulturzeit einen wesentlich größeren Durchmesser. Die standardisierten Kulturbedingungen sind offensichtlich für einen Teil der isolierten Photobionten günstiger als für andere, was sich in einer deutlich verstärkten Wachstumsaktivität widerspiegelt. Die unterschiedliche physiologische Aktivität zeigt die Reaktion der verschiedenen Arten auf die gegebenen standardisierten Kulturbedingungen.

Ebenso zeigen die kultivierten Photobionten makroskopisch ein unterschiedliches Erscheinungsbild. Sowohl in der Farbe als auch in der morphologischen Struktur der Algenkolonien lassen sich deutliche Unterschiede erkennen. Aus früheren Unter-

suchungen ist bekannt, dass Algen unter Kulturbedingungen ihre anatomischen und morphologischen Merkmale verändern können (Friedl, 1989). Besonders hinsichtlich der Farbe und der Struktur ihrer Chloroplasten können Veränderungen auftreten, die auf eine andere Art hinzuweisen scheinen und eine Artbestimmung auf morphologisch-anatomischem Wege erschweren. Diese Parameter alleine können zur Artbestimmung nicht herangezogen werden. Dennoch weist die unterschiedliche Wachstumsstruktur der verschiedenen Algenkolonien auf unterschiedliche Arten hin. Besonders auffällig ist das Erscheinungsbild der aus der Flechte *F. bracteata* kultivierten Algenkolonie. Die Photobionten wachsen „blumenkohlartig“ und sind von körniger, fester Konsistenz, sie grenzen sich damit deutlich von den anderen Algenkolonien ab (**Abb. 30**).

Die hier kultivierten Photobionten sind mittels molekularer Analyse ihrer ITS rDNA Bereiche (intertranscriptiver Spacer) charakterisiert worden. Die Ergebnisse bestätigen die anatomisch-morphologischen Beobachtungen (III 3.2.1). Die Photobionten gehören entweder zur Gattung *Trebouxia* oder zur Gattung *Asterochloris*. Alle hier charakterisierten Algen der Gattung *Trebouxia* können nach der Klassifizierung von Helms et al. (2001) dem Clade I zugeordnet und aufgrund ihrer Sequenzen in zwei Untergruppen unterteilt werden. Die molekularen Ergebnisse zeigen, dass die ITS rDNA Genregion der Photobionten aus den Flechten *F. bracteata* und *T. sedifolia* identisch sind. Beide Flechten besitzen demnach die gleichen Photobionten. Vergleicht man nun das Wachstumsmuster der beiden entsprechenden kultivierten Algenkolonien, zeigen diese ein völlig unterschiedliches Bild (**Abb. 30**). Da die Photobionten und die Kulturbedingungen identisch sind, kann postuliert werden, dass hier offensichtlich der morphogenetische Einfluss des symbiotischen Partners zur Geltung kommt. Studien von Bergmann et al. (1996) haben gezeigt, dass die Ausbildung von Symbiosen mit dem Austausch von Signalen und einer gegenseitigen Genregulation einhergeht. Nach Ahmadjian et al. (1990) könnte dieser Informationsaustausch im Verlaufe der Koevolution der Bionten auf molekularer Ebene in Form einer Wanderung von Plasmiden stattgefunden haben. Da die Flechtensymbiose als Ergebnis eines langen coevolutionären Prozesses von Pilzen und Algen angesehen werden kann und durch die Partnerschaft beider Bionten eine neue, hoch differenzierte morphologisch-physiologische Einheit gebildet wird, ist ein wie oben erwähnter Informationsaustausch zwischen beiden Bionten denkbar. Durch den Einfluss der unterschiedlichen Mycobionten können so die jeweiligen photosynthetisierenden Algenpartner im Verlauf der Symbiose auf morphogenetischer Ebene Veränderungen erfahren, die sich letztlich auf physiologischer Ebene manifestieren und sich in den Kulturversuchen zeigen.

Die Charakterisierung der Photobionten durch nur einen Parameter wie beispielsweise der Bestimmung der ITS rDNA Region ist ggf. für eine Artabgrenzung nicht ausreichend. Weitere Untersuchungen sollten zunächst klären, ob die beiden Photobionten aus den Flechten *F. bracteata* und *T. sedifolia* tatsächlich identisch sind oder eventuell nur ihre ITS rDNA Regionen übereinstimmen. Erst mit einer weiteren Analyse auf molekularbiologischer Ebene kann eine genaue Artbestimmung erfolgen. So können beispielsweise für eine weitere Artabgrenzung die drei Genabschnitte  $\beta$ -

Tubulin, nuLSU (nucleare large subunit) und der mtLSU (mitochondriale large subunit) von Strukturgenen betrachtet werden, die in ihrem Ursprung aus zwei unterschiedlichen Genomen stammen und somit völlig unabhängig sind. Die Aussagekraft von Untersuchungen an unabhängigen Genabschnitten ist sehr groß (Lumbsch et al. 2002). Durch die Untersuchung dieser Genabschnitte konnte die von Sancho et al. (1998) neu beschriebene eigenständige Art *Umbilicaria kappeni* lediglich als Morphotyp der Flechte *Umbilicaria antarctica* identifiziert werden (Brinkmann et al., in Vorbereitung). Die von Sancho et al. (1998) beschriebene Art *U. kappeni* zeigte keine signifikanten Unterschiede verglichen mit *U. antarctica*, dagegen konnten andere Arten der Gattung *Umbilicaria* durch die Untersuchung dieser Gen-Regionen deutlich von *U. antarctica* und *U. kappeni* abgegrenzt werden.

#### II. 4.1.3 Die graduelle Selektivität von *Fulgensia bracteata* hinsichtlich verschiedener Photobionten

Die Kulturexperimente wurden durchgeführt, um die primären Lichenisierungsreaktionen zwischen dem Mycobionten von *Fulgensia bracteata* und verschiedenen potentiellen Photobionten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ zu untersuchen. Graduelle Unterschiede im Erkennungs- und Lichenisierungsprozess geben Hinweise auf das Selektivitätsverhalten von *F. bracteata* und die unterschiedliche Kompatibilität der jeweiligen Bionten.

#### Interaktionen zwischen *Fulgensia bracteata* und den Photobionten der Gattung *Trebouxia*

Innerhalb von nur sechs Wochen können die charakteristischen primären Stadien der Lichenisierung zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und den drei Photobionten der Gattung *Trebouxia*, isoliert aus den Flechten *F. bracteata* selbst, aus *Toninia sedifolia* und *F. fulgens*, beobachtet werden. Die hier entwickelten Lichenisierungsstadien entsprechen dem bereits von Galun (1988) beschriebenen Relichenisierungsprozess zwischen zwei Bionten. Er wird durch die primäre Kontaktaufnahme der Bionten mit einhergehender starker Gallertisierung der Pilz-Algen-Oberflächen und der Entstehung soredienähnlicher Strukturen mit einer gemeinsamen gallertisierten Matrix charakterisiert. Auch die in den Kulturexperimenten mehrfach ausdifferenzierten Hyphen, die als Haustorien interpretiert werden können, können als klarer Hinweis auf die Entstehung eines symbiotischen Kontaktes zwischen beiden Symbionten interpretiert werden. In verschiedenen Flechtengattungen werden unterschiedliche Formen der Oberflächenkontakte beschrieben. Sie reichen von einfachen Wand-Wand-Anlagerungen (Appressorien) bis hin zu intraparietalen oder intrazellulären Haustorien (Tschermak 1941; Plessl 1963; Honegger 1986). Darüber hinaus können in einer Flechtenart auch verschiedene Formen des Kontaktes vorkommen. (Honegger 1986). Alle drei Formen des Oberflächenkontaktes ermöglichen einen erleichterten Stoffaustausch zwischen den Symbionten. Der Kontakt zwischen den jeweiligen Bionten ist sowohl die Voraussetzung als auch das Ergebnis der physiologischen Beziehung

zwischen den Symbiosepartnern im Flechtenthallus. Die in den Kulturversuchen zwischen den jeweiligen Bionten ausgebildeten Kontaktformen können eindeutig als Haustorien interpretiert werden, wenn auch die klare Zuordnung in den nach Honegger definierten „intraparietalen“ oder „intrazellulären“ Haustorientyp mit Hilfe der hier verwendeten Licht- und Rasterelektronenmikroskopie nicht möglich ist.

Auch wenn zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und allen drei Photobionten der Gattung *Trebouxia* primäre Lichenisierungsstadien entstehen, besteht ein geringfügiger Unterschied in der Intensität des Kontaktes zwischen dem Mycobionten *F. bracteata* und der *Trebouxia* spec. aus *F. fulgens* verglichen mit dem Kontakt zwischen dem arteigenen Photobionten und der Alge aus *T. sedifolia*. Die mit dem Photobionten aus *F. fulgens* ausgebildete Pilz-Algenassoziation erweist sich als weniger stabil. Die molekularbiologische Analyse der ITS rDNA Sequenzen zeigt, dass die Photobionten aus *F. bracteata* und *T. sedifolia* identisch sind, während sich der Photobiont aus der Flechte *F. fulgens* von den oben genannten leicht unterscheidet (Schaper et al., in Vorber.).

Die molekularbiologischen Ergebnisse ergänzen und bestätigen nochmals die bereits erwähnten früheren morphologisch-anatomischen Untersuchungen zur interspezifischen Interaktion zwischen den beiden Flechten *F. bracteata* und *T. sedifolia* am natürlichen Standort (Ott et al. 1995) (vgl. III. 4.1.4).

Alle drei Photobionten der Gattung *Trebouxia* gehören zum Clade I und sind geeignet mit dem Mycobionten von *F. bracteata* eine primäre Lichenisierungsreaktion, charakterisiert durch starke Gallertbildung einzugehen. Auf dieser Ebene der Entwicklung bestehen offensichtlich keine Unterschiede hinsichtlich der Kompatibilität zwischen dem Mycobionten und den hier beteiligten Photobionten. Erst auf der folgenden Stufe des Lichenisierungsprozesses ergeben sich Hinweise auf eine Unterscheidung des Mycobionten zwischen mehr oder weniger kompatiblen Photobionten in der Form, dass eine weniger kompakte Pilz-Algenassoziation mit dem Photobionten aus *F. fulgens* gebildet wird. Ob diese lichenisierten Vorstadien in der Lage sind, sich weiter zu entwickeln und schließlich einen ausdifferenzierten Flechtenthallus zu bilden, ist in unbekannt und muss noch untersucht werden.

#### Interaktionen zwischen *Fulgensia bracteata* und den Photobionten der Gattung *Asterochloris*

Die Lichenisierungsreaktion zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und den Photobionten der Gattung *Asterochloris*, isoliert aus den Flechten *Squamarina cartilaginea*, *Lecidea lurida* und *Psora decipiens*, verläuft nach einem anderen Muster als im vorigen Abschnitt beschrieben. Erst nach einer Kulturdauer von 12 Monaten werden erste gallertisierte Pilz-Algenkonglomerate mit den Photobionten der Gattung *Asterochloris* gebildet und deuten so eine primäre Lichenisierungsreaktion zwischen den beteiligten Bionten an (Galun 1988; Ahmadjian und Jacobs 1983; Schuster et al 1985). Der Primärkontakt zwischen *F. bracteata* und dem Photobionten der Gattung

*Asterochloris* aus *S. cartilaginea* erfolgt innerhalb der gleichen Kulturdauer wie mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia*, wobei allerdings die starke Gallertbildung unterbleibt. Dagegen erfolgt der Primärkontakt mit den Photobionten aus *L. lurida* und *P. decipiens* zeitlich stark verzögert. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass sich die Selektivität des Mycobionten hinsichtlich mehr oder weniger kompatibler Photobionten in einem verlangsamten und verlängerten Erkennungsprozess äußert. Besonders auffallend ist das parasitische Verhalten des Mycobionten *F. bracteata*, welches sich nur im Kontakt mit dem Photobionten aus *L. lurida* zeigt und von der Penetration der Algenzelle durch die Pilzhyphen gekennzeichnet ist.

#### Die Bildung von Autosporen und Soredien ähnlichen Strukturen

Auffallend ist die Autosporenbildung der Algen in den Pilz-Algenkonglomeraten mit den drei Photobionten der Gattung *Asterochloris*. In symbiotischen Systemen muss das Wachstum und die Entwicklung der beteiligten Bionten koordiniert werden, um die Balance des Symbioseorganismus zu garantieren. Für Flechten werden regulatorische Mechanismen zwischen den Bionten diskutiert, die essentiell für Wachstum, Entwicklung und Differenzierung eines Flechtenthallus sind (Honegger 1987; Hill 1985, 1989, 1992; Ott et al. 2000). So wird beispielsweise postuliert, dass die Algenteilung innerhalb des Flechtenthallus durch den symbiotischen Einfluss des Mycobionten kontrolliert wird (Galun et al. 1970; Henssen und Jahns 1974; Hill 1989, 1992). Innerhalb des Flechtenthallus erreichen die Photobionten eine Größe, die für frei lebende Algen untypisch ist. Die in den Versuchen beobachtete starke Autosporenbildung kann Zeichen einer unkontrollierten Algenteilung innerhalb des entstandenen Pilz-Algenkonglomerats sein und so das Fehlen von Regulationsmechanismen andeuten, weil offensichtlich kein intensiver symbiotischer Kontakt zwischen den hier beteiligten Bionten ausgebildet wird.

Mit den oben beschriebenen Ergebnissen wird deutlich, dass der Mycobiont von *F. bracteata* ein unterschiedliches Selektivitätsverhalten gegenüber verschiedenen potentiellen Photobionten schon in der Initialphase des Lichenisierungsprozesses zeigt. Auf der nächsten Stufe des Erkennungsprozesses erfolgt eine Reaktion des Mycobionten durch die Ausdifferenzierung eines intensiven symbiotischen Kontaktes in Abhängigkeit der zur Verfügung stehenden, mehr oder weniger kompatiblen Photobionten. So werden mit den hoch kompatiblen Arten der Gattung *Trebouxia* Soredien ähnliche Strukturen gebildet. In den hier entwickelten Pilz-Algenkonglomeraten zeigen die Algenzellen eine geringe Teilungsaktivität. Ein Hinweis auf die regulatorischen Mechanismen, die durch die Entstehung eines intakten symbiotischen Systems zwischen den beteiligten Bionten wirken. Dagegen sind die mit den Photobionten der Gattung *Asterochloris* ausdifferenzierten Assoziationsformen durch eine hohe Teilungsaktivität der Algen charakterisiert, was auch für die mit dem Photobionten aus *S. cartilaginea* ausgebildeten Soredien ähnlichen Struktur gilt. Schließlich deutet die

Penetration der Algenzelle aus *L. lurida* durch die Pilzhyphen von *F. bracteata* auf eine mehr parasitische als symbiotische Beziehung zwischen den beteiligten Partnern hin.

Morphologisch-anatomische Untersuchungen haben mehrfach gezeigt, dass im Verlauf eines Lebenszyklusses ein Mycobiont im lichenisierten Zustand mit unterschiedlichen Photobionten assoziieren kann (Friedl 1987). Ist der passende Algenpartner nicht verfügbar, kann durch die Bildung einer zunächst nur temporären, weniger geeigneten und weniger erfolgreichen Assoziation die Entwicklung und Verbreitung der entsprechenden Flechtenart dennoch gesichert werden und der Standort erhalten bleiben. Im Zusammenhang mit der hier vorliegenden Untersuchung bedeutet dies, dass, wenn der Mycobiont von *F. bracteata* in der Lage ist eine zumindest temporäre symbiotische Assoziation mit den weniger kompatiblen Algen zu bilden (hier z.B. *Asterochloris spec.*), er für eine kurze Zeitspanne dennoch überleben kann und damit einen selektiven Vorteil gegenüber anderen Flechtenarten innerhalb des gleichen Ökosystems aufweist. Dies spiegelt sich am natürlichen Standort durch die auffallende Dominanz der Flechte *F. bracteata* innerhalb des Ökosystems der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ wider (de Vera & Ott in Vorbereitung).

#### Allgemeine Schlussfolgerungen

Obwohl die zellulären und molekularen Mechanismen der Partnererkennung und folglich der Selektivität und Spezifität noch in keiner Weise verstanden sind, können einige Faktoren postuliert werden, die in diesem Zusammenhang offensichtlich eine wichtige Funktion einnehmen. So wird u.a. die Rolle der Lectine im Erkennungsprozess der Flechtensymbiose diskutiert. In der Rhizobium-Leguminosen-Symbiose ist die Funktion und Bedeutung dieser Proteine für die Zell-Zell-Erkennung bereits nachgewiesen (Diaz et al. 1989). Ebenso ist aus verschiedenen Untersuchungen bekannt, dass Lectine isoliert aus verschiedenen Flechtenarten kompatible von nicht kompatiblen Photobionten unterscheiden (Bubrick et al. 1985; Galun und Kardish 1995; Kardish et al. 1991; Lehr et al. 2000; Molina und Vincente 1995).

Es ist wahrscheinlich, dass der Erkennungs- sowie der sich anschließende Lichenisierungsprozess zwischen den potentiellen Symbionten einer Flechte durch eine Reihe von komplexen Interaktionen gesteuert wird und aus einer Serie von verschiedenen, aufeinander folgenden Entwicklungsschritten besteht. Basierend auf den Untersuchungen mit *Cladonia cristatella*, folgerten Ahmadjian und Jacobs (1983), dass der erfolgreiche Relichenisierungsprozess zwischen Pilz und Alge weniger auf der Ebene des Primärkontaktes als vielmehr in einem Sekundärphänomen begründet ist, welches erst nach dem ersten Kontakt der beteiligten Bionten greift. Der Erkennungsprozess kann als eine Kaskade aus spezifischen und nicht-spezifischen, voneinander abhängigen Reaktionen interpretiert werden.

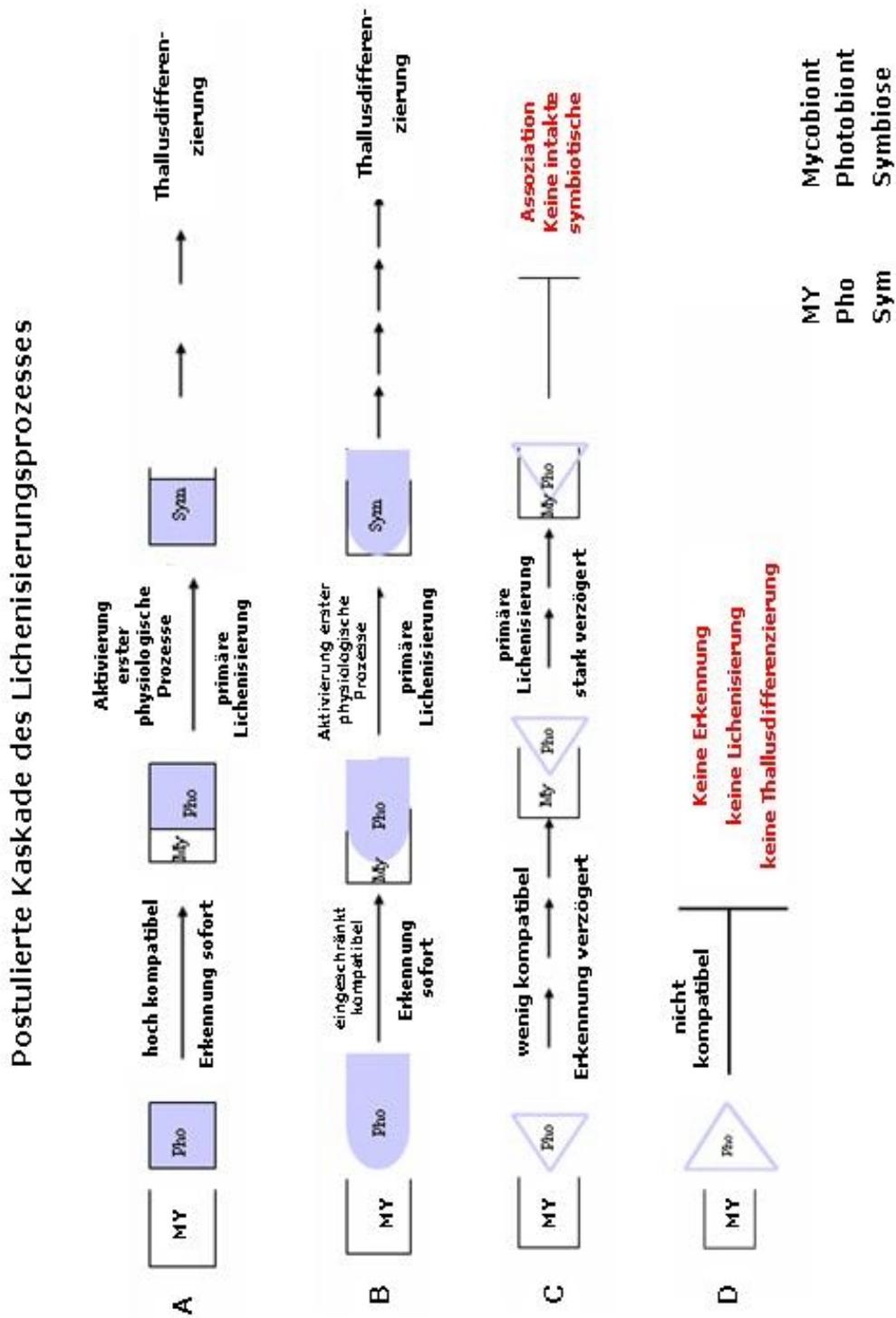
Die Ergebnisse dieser Untersuchungen unterstützen die Hypothese, dass der Erkennungsprozess verschiedene Entwicklungsphasen in der Ausbildung des symbiotischen Kontaktes beinhaltet (**Abb. 36**). Treffen zwei hochkompatible Biontenpartner aufeinander, erfolgt innerhalb weniger Wochen die erste Stufe der Erkennung mit

anschließender primärer Lichenisierung (**Abb. 36A**). Dies spiegelt sich in der Interaktion zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und der arteigenen Alge sowie dem Photobionten aus *T. sedifolia* wieder. Treffen weniger kompatible Bionten aufeinander, kann der erste Schritt der Erkennung und die Lichenisierung ebenfalls erfolgen (Bildung von Gallerte). Die weitere Entwicklung führt aber zu einer instabileren, weitaus lockereren Pilz-Algenassoziation mit einem weniger intensiven symbiotischen Kontakt zwischen den beteiligten Partnern (**Abb. 36B**). Ein derartiges Interaktionsmuster zeigt sich in der Assoziation des Mycobionten von *F. bracteata* mit der Alge aus *F. fulgens*. Auch in diesem Fall kann eine erfolgreiche Lichenisierung zwischen den beiden potentiellen Bionten nicht ausgeschlossen werden. Die Interaktionsmuster zwischen *F. bracteata* und den Photobionten der Gattung *Asterochloris*, isoliert aus den Flechten *Lecidea lurida* und *Psora decipiens*, illustrieren den abnehmenden Kompatibilitätsgrad zwischen den Bionten (**Abb. 36C**). Mit diesen Arten erfolgt der Erkennungsprozess wesentlich langsamer und auch nachdem der Kontakt ausdifferenziert ist, werden die charakteristischen Merkmale einer Flechtensymbiose nicht entwickelt. Zwischen nicht kompatiblen Bionten findet schließlich kein Erkennungsprozess mehr statt und es werden keine primären Lichenisierungsstadien ausgebildet (**Abb. 36D**) (Ahmadjian und Jacobs 1983).

Die umfassenden Ergebnisse der hier durchgeführten Kulturversuche über das Selektivitätsverhalten des Mycobionten von *F. bracteata* hinsichtlich verschiedener Photobionten liefert ein Modellsystem an dem weitere detaillierte Untersuchungen über die Mechanismen des Erkennungsprozesses auf zellulär-physiologischer Ebene erfolgen können.

**Abb: 36** Das Modell über die postulierte Kaskade des Erkennungsprozesses basiert auf den Ergebnissen, die in II 3.1.3 gemachten Beobachtungen. Die Kaskade spiegelt die unterschiedlichen Stadien des Erkennungsprozesses zwischen Myco- und Photobiont wieder. Voneinander abhängige Prozesse spezifischer und nicht-spezifischer Reaktionen zwischen den beteiligten Symbionten bilden ein charakteristisches Muster. Mit Abnahme der Kompatibilität der beteiligten Symbionten ist der primäre Erkennungsprozess nicht nur verlangsamt, darüber hinaus entsteht keine echte symbiotische Assoziation. Die Bildung von Gallerte unterbleibt. In diesem Fall sind die Bionten nicht kompatibel, und der Erkennungsprozess findet nicht statt, es kommt zu keinem Lichenisierungsprozess, so dass die Thallusdifferenzierung nicht einsetzt.

Abb: 36



### III. 4.1.4 Korrelationen zwischen den Ergebnissen der Selektivitätsversuche und den allgemeinen Beobachtungen im Freiland

Zwischen den einzelnen Flechtenarten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf der Kieselalvar wurden wie bereits in der Einleitung erwähnt vielfältige komplexe Interaktionsmuster beobachtet (Ott et al. 1995; de Vera 2000), in denen die beiden zu den *Teloschistaceae* gehörenden Arten *Fulgensia bracteata* und *Fulgensia fulgens* eine dominante Position einnehmen. Die detaillierten morphologisch-anatomischen Untersuchungen bildeten die Grundlage für die Versuche zur Selektivität mit dem Mycobionten von *F. bracteata* und den isolierten Photobionten aus verschiedenen Flechtenvertretern des Mikro-Ökosystems der „Bunten Erdflechtengesellschaft“.

Alle an dieser Flechtenassoziation beteiligten Flechtenarten können sowohl von *F. bracteata* als auch von *F. fulgens* überwachsen werden. Die dabei entstehenden Interaktionen zeigen Abstufungen von Parasitismus. Diese Art von aggressivem Wachstum in Kontakt mit anderen Flechten ist schon mehrfach für verschiedene Gattungen aus der Familie der *Teloschistaceae* beobachtet worden (Ott et al. 1995). Insgesamt zeigt sich, dass bei der Vielzahl der abgestuften Interaktionsmöglichkeiten einzelne Individuen zwar geschädigt werden können, gleichzeitig aber die erfolgreiche Ansiedlung und Standortbehauptung in einem komplexen Gleichgewichtssystem sicher gestellt wird (Ott et al. 1995; de Vera 2000).

Die Ergebnisse der im Labor durchgeführten Versuche zur Selektivität von *F. bracteata* spiegeln auf Biontenebene die am Freilandmaterial erarbeiteten Interaktionsmuster wider, die zwischen der Flechte *F. bracteata* und den verschiedenen Vertretern der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ ausgebildet werden. Die in früheren Arbeiten aufgestellte Hypothese des parasitischen Kontaktes zwischen *F. bracteata* und *Toninia sedifolia* (Ott et al. 1995) kann nun durch die Ergebnisse der in diesem Rahmen durchgeführten Untersuchungen zweifach bestätigt werden. Zum einen ist in den Versuchen zur Selektivität dargestellt worden, dass der Mycobiont von *F. bracteata* sowohl mit der arteigenen als auch mit dem Photobionten aus *T. sedifolia* eine Lichenisierungsreaktion eingeht (III. 3.1.3). Beide Photobionten sind damit für einen möglichen Relichenisierungsprozess geeignet. Zum anderen bestätigen die molekularbiologischen Daten der ITS rDNA Bereiche der Photobionten, dass beide Flechten mit dem gleichen photosynthetisierenden Algenpartner assoziiert sind (III. 3.2.1), damit die potentielle Übernahme des Algenpartners aus *T. sedifolia* durch den Mycobionten von *F. bracteata* im Freiland sehr wahrscheinlich ist.

Die im Freiland gebildeten Interaktionsmuster zwischen *F. bracteata* und den Flechten *Squamarina cartilaginea*, *Lecidea lurida* und *Psora decipiens* sind als parasitische Interaktionen zu bezeichnen und lassen sich in den Ergebnissen der Laborversuche zur Selektivität auf Biontenebene wieder erkennen (III. 3.1.3). Auch wenn nach stark verzögertem Erkennungsprozess zwischen dem Mycobionten von *F. bracteata* und den Photobionten aus *L. lurida* und *P. decipiens* eine primäre Lichenisierungsreaktion stattfindet, deutet die wiederholte Penetration der Algenzellen durch den Pilz im fortgeschrittenen Kulturstadium die mehr parasitische als

symbiotische Beziehung zwischen den beteiligten Partnern an. Sowohl das außerordentliche Reproduktionspotential des Mycobionten als auch die graduell aggressive Wachstumsstrategie verleiht der Flechte *F. bracteata* eine hohe Konkurrenzfähigkeit und damit einen entscheidenden Vorteil innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“.

### III. 4.2 Molekularbiologische Untersuchungen zur Photobionten- diversität in der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

Im Ökosystem der Bunten Erdflechtengesellschaft auf der Kieselalvar von Gotland werden zwischen den einzelnen Flechtenvertretern vielseitige komplexe interspezifische Interaktionsmuster beobachtet (Ott et al. 1995, de Vera 2000). Diese auf morphologisch-anatomischem Wege detailliert erarbeiteten Erkenntnisse werfen nicht nur die Frage nach der Selektivität des Mycobionten von *F. bracteata* auf, sondern ebenso die Frage nach der allgemeinen Photobiontenzusammensetzung innerhalb dieses Ökosystems. Das Selektivitätsverhalten des Mycobionten von *F. bracteata* wurde in den Kulturexperimenten (III. 3.1.3) detailliert beschrieben und unter III. 4.1.3 diskutiert. Im Rahmen dieser Arbeit sind erste molekularbiologische Analysen zur Photobiontendiversität innerhalb dieser Flechtengemeinschaft auf Gotland durchgeführt worden. Die hier vorliegenden molekularbiologischen Daten erheben keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Sie geben lediglich erste Hinweise auf die Photobiontenzusammensetzung innerhalb dieser Flechtengesellschaft, müssen aber durch weitere Untersuchungen ergänzt werden. Es wurde ein Nord-Süd-Transekt entlang der Insel angelegt, um die Photobiontenzusammensetzung großräumig an den verschiedenen Standorten zu erfassen (III. 3.2.2).

Erste phylogenetische Analysen der ITS rDNA Genbereiche der hier untersuchten Photobionten zeigen, dass sich der Photobiontenpool in der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland aus Vertretern der Gattungen *Trebouxia*, *Asterochloris* und *Myrmecia* zusammensetzt. Alle Arten der Gattung *Trebouxia* gehören zu einem Clade und sind phylogenetisch eng miteinander verwandt. Die Gattung *Asterochloris* steht der Gattung *Trebouxia* ebenfalls phylogenetisch sehr nahe. Sie wurde 1989 von Tschermak-Woess in eine eigenständige Gattung überführt. Insgesamt zeichnet sich damit ab, dass offensichtlich die Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland entlang des Nord-Süd-Transektes relativ homogen ist. Die Arten der Gattung *Trebouxia* gehören nach der von Helms et al. (2001) phylogenetischen Einteilung alle zum Clade I, wobei für die überwiegende Anzahl der hier ermittelten Sequenzen noch keine Referenzdaten vorliegen. Es zeigen sich zwei unterschiedliche Sequenzlinien, die aufgrund ihrer Unterschiede in zwei Untergruppen unterteilt werden. Darüber hinaus sind für die Photobionten der Flechten *F. fulgens* von Grogarn (T8) und *F. bracteata* von Sundre (T 26) Sequenzen gefunden worden, die aufgrund entsprechender Referenzdaten als *Trebouxia asymmetrica* (T8) und *Trebouxia* aus *Buellia elegans* (T26) bestimmt werden können.

Selektivität in der Gattung *Fulgensia*

Für die eingangs gestellte Frage nach der Selektivität des Mycobionten *F. bracteata* hinsichtlich des passenden Photobionten lässt sich folgende Aussage treffen: in den untersuchten Thalli von *F. bracteata* findet man je nach Standort (**Tabelle 8**) eine *Trebouxia* der ersten oder der zweiten Untergruppe. *F. bracteata* zeigt damit eine graduell abgestufte Selektivität. Die Selektivität beschreibt das bevorzugte Interagieren zweier Bionten miteinander, prinzipiell besitzen aber beide Partner das Potential auch mit anderen Arten des Bionten einen Symbiosekontakt auf zu nehmen (Galun 1988). Dagegen grenzt sich die Spezifität von der Selektivität ab und wird definiert als Fähigkeit eines Bionten mit ausschließlich nur einem bestimmten Symbiosepartner zu interagieren und nur mit diesem Bionten einen Flechtenthallus bilden zu können.

Bisherige Untersuchungen zeigen, dass die Selektivität eines Mycobionten gattungsspezifisch ist. So zeigen die Mycobionten der foliosen Arten der Physciaceae (*Physcia*, *Physconia*, *Phaeophyscia*) und der Cladoniaceae eine hohe Selektivität in der Wahl des Photobionten (De Priest 2000; Helms et al. 2001). Die Untersuchungen von Romeike et al. (2002) an Arten der Gattung *Umbilicaria* in der Antarktis zeigen dagegen eine relativ hohe Photobiontendiversität und damit offensichtlich eine geringe Selektivität der Mycobionten. Hier wurden Algen der Gattung *Trebouxia* aus fünf verschiedenen Clades gefunden. Die zur Verfügung stehenden Daten verdeutlichen, dass trotz prinzipiell geringer Selektivität der Mycobionten innerhalb der Gattung *Umbilicaria* dennoch eine Präferenz hinsichtlich bestimmter Photobionten vor zu liegen scheint. So findet man mit großer Mehrheit die zum Clade V gehörende Art *T. jamesii*. Sie ist offensichtlich der bevorzugte Algenpartner. Eine umfassendere ergänzende Studie mit weiteren Arten der Gattung *Umbilicaria*, konzentriert auf die maritime Antarktis, bestätigt diese Hypothese (Brinkmann 2002).

Von besonderem Interesse für die hier vorliegende Arbeit sind die von Beck et al. (2002) durchgeführten Untersuchungen zur Photobiontendiversität in der Gattung *Fulgensia* an einer Flechtenpopulation von *F. fulgida* aus Süd-Frankreich. Die von den Autoren untersuchte Flechtengemeinschaft ist der *Fulgensietum fulgentis* (Gams 1938) Assoziation sehr ähnlich und gleicht in der Artenzusammensetzung der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland. Die üblicherweise vertretenen Arten *F. fulgens* und *F. bracteata* sind an dem von Beck et al. untersuchten Standort in Südfrankreich nicht vorhanden. Sie werden durch einen für die mediterrane Region üblichen Flechtenvertreter *F. fulgida* ersetzt. Ihre Untersuchungen haben gezeigt, dass die Population von *F. fulgida* in ihrer Photobiontenwahl hoch selektiv ist. Die Flechte, assoziiert mit nur einer Art, der *Trebouxia asymmetrica*. *Trebouxia asymmetrica*, gehört nach Helms et al. (2001) zum Clade I. Ein Vergleich mit den von uns ermittelten Daten zeigt, dass sich die Flechtenvertreter der Gattung *Fulgensia* offensichtlich je nach Art oder Standort hinsichtlich ihres Selektivitätsverhaltens unterscheiden. Auch wenn die von uns untersuchte Flechte *F. bracteata* ebenfalls ausschließlich mit Photobionten des Clades I assoziiert, sich also damit in der Photobiontenwahl innerhalb eines Clades hochselektiv verhält, findet man im Gegensatz zur *F. fulgida* von Südfrankreich in *F.*

*bracteata* auf Gotland zwei verschiedene *Trebouxia*-Linien. Damit verhält sich *F. bracteata* auf Artebene hinsichtlich der Photobiontenwahl vergleichsweise nur graduell selektiv. Der dritte Vertreter innerhalb der Gattung *Fulgensia*, die in der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ von Gotland untersuchte *F. fulgens*, ist ebenfalls in Bezug auf die Photobionten des Clades I hoch selektiv. Alle in ihr gefundenen *Trebouxia* Vertreter gehören zur zweiten Untergruppe. Darüber hinaus findet man *Trebouxia asymmetrica*, die Linie, die auch in der *F. fulgida* in Südfrankreich vertreten ist.

Die bisher erhaltenen Daten zeigen, dass alle untersuchten Vertreter der Gattung *Fulgensia* hinsichtlich des Clades ihrer Photobionten hochselektiv oder graduell selektiv sind. Die untersuchten Arten der Gattung *Fulgensia* assoziieren sowohl in Südfrankreich als auch auf Gotland nur mit Photobionten der Gattung *Trebouxia* aus Clade I. Innerhalb des Clades I zeigen die verschiedenen Arten der Gattung *Fulgensia*, aber individuell eine graduell abgestufte Selektivität auf der Artebene hinsichtlich ihrer Photobionten.

Allen Vertretern der Gattung *Fulgensia* ist gemeinsam, dass sie Apothecien bilden und damit eine sexuelle Reproduktionsstrategie verfolgen. Eine erfolgreiche Relichenisierung gehört damit zum Lebenszyklus einer solchen Flechte. Die sich verbreitenden Ascosporen müssen nicht nur auf das geeignete Substrat, sondern auch auf einen passenden Algenpartner treffen, um eine erfolgreiche symbiotische Assoziation zu entwickeln. Es wird aber angenommen, dass die Anzahl der frei verfügbaren Photobionten nicht sonderlich hoch ist und die Bionten darüber hinaus eine gewisse Präferenz zum Substrat aufweisen (Beck et al. 1999). Die Dominanz eines Photobionten bedingt durch lokal biotische und abiotische Faktoren könnte so die selektive Reaktion eines Mycobionten erklären und beeinflussen.

Ist die Selektivität des Mycobionten nun graduell herabgesetzt, steigt die Chance, auf einen passenden Algenpartner zu treffen. Ein derartiger Mycobiont ist in der Lage auch temporär eine Verbindung mit einem weniger gut geeigneten Photobionten auszubilden (Ott et al. 1997) und damit auch unter ungünstigen Bedingungen zu überleben und ein neues Habitat zu besiedeln. Da sich der Photobiontenpool innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ soweit es sich um die Gattung *Trebouxia* handelt offensichtlich homogen aus den Arten des Clade I zusammensetzt, ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Mycobiont der beiden Arten *F. bracteata* und *F. fulgens* auf einen geeigneten Algenpartner trifft, sehr hoch. Die graduell herabgesetzte Selektivität beider Arten erlaubt eine Assoziation mit verschiedenen *Trebouxia* Linien aus dem Clade I, die innerhalb der Flechtengemeinschaft vertreten sind. Die Ergebnisse der unter III. 3.1.3 beschriebenen Kulturversuche zur Selektivität bestätigen zumindest das Potential des Mycobionten von *F. bracteata* mit mehr oder weniger geeigneten Photobionten eine primäre Lichenisierungsreaktion einzugehen.

**Tabelle 8:** Überblick der Photobionten in Abhängigkeit des Standortes

Flechte	Standort	DNA-Nr.	Photobiont
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	14	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	51	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	52	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	53	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Farö	14	nicht sequenziert - Bande auf gleicher Höhe mit T 1&2 - 1.UG
<i>Toninia sedifolia</i>	Grogarn	10	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Ardre	19	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Ardre / Algenkultur	1	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Toninia sedifolia</i>	Sundre	15	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. Untergruppe</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Farö	25	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Farö	25	nicht sequenziert - Bande auf gleicher Höhe mit <i>Asterochloris spec</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Farö	25	untere Bande (vgl.25II) Sequenz erhalten –noch nicht zugeordnet - Blast: Strukturgen 26 aus <i>Chlorella</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Grogarn	9	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Ardre	20	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Ardre / Algenkultur	2	<i>Trebouxia spec. Clade I; 1. UG</i>
<i>Fulgensia bracteata</i>	Sundre	26	<i>Trebouxia spec. aus Buellia elegans, Clade I, 2. Untergruppe</i>
<i>Fulgensia fulgens</i>	Farö	13	<i>Trebouxia spec. Clade I; 2. UG</i>
<i>Fulgensia fulgens</i>	Grogarn	8	<i>T. asymmetrica</i>
<i>Fulgensia fulgens</i>	Ardre	27	<i>Trebouxia spec. Clade I; 2. UG</i>
<i>Fulgensia fulgens</i>	Ardre / Algenkultur	3	<i>Trebouxia spec. Clade I; 2. UG</i>
<i>Fulgensia fulgens</i>	Sundre	16	<i>Trebouxia spec. Clade I, 2. UG</i>
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Farö	30	<i>Asterochloris A</i>
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Grogarn	29	<i>Asterochloris A</i>
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Ardre	28	<i>Asterochloris A</i>
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Ardre / Algenkultur	4	<i>Asterochloris A</i>
<i>Squamarina cartilaginea</i>	Sundre	38	<i>Asterochloris C</i>
<i>Psora decipiens</i>	Farö	36	<i>Myrmecia???</i>
<i>Psora decipiens</i>	Grogarn	35	<i>Myrmecia???</i>
<i>Psora decipiens</i>	Ardre	34	<i>Myrmecia Gruppe</i>
<i>Psora decipiens</i>	Ardre / Algenkultur	6	<i>Asterochloris A</i>
<i>Psora decipiens</i>	Sundre	37	<i>Myrmecia???</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Farö	32	<i>Asterochloris B</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Grogarn	7	<i>Asterochloris C</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Ardre	31	<i>Asterochloris B</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Ardre / Algenkultur	5	<i>Asterochloris B</i>
<i>Lecidea lurida</i>	Sundre	33	<i>Asterochloris C</i>

#### Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

Während in der Arbeit von Beck et al. (2002) lediglich eine Population der Flechte *F. fulgida* eines Standortes untersucht wurde, wird in der hier vorliegenden Studie die Photobiontenzusammensetzung in der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ entlang eines ca. 150 km langen Transektes analysiert. Die Anzahl der untersuchten Proben ist noch

zu gering um allgemein gültige Aussagen über die Photobiontendiversität zu treffen. Die Ergebnisse resultieren bis auf wenige Ausnahmen (III. 3.2.2, **Tabelle 6**) aus Untersuchungen nur einer Probe. Sie können damit nur erste grobe Hinweise auf eine mögliche Photobiontenzusammensetzung geben. Interpretationen sind nur vorsichtig zu formulieren.

Tabelle 8 verdeutlicht, dass die Art der Photobionten einer Flechte in Abhängigkeit vom Standort variiert, auch wenn sie insgesamt phylogenetisch eng verwandt sind (Clade I). So findet man beispielsweise in Thalli der Flechte *Toninia sedifolia* je nach Standort sowohl *Trebouxia* der ersten als auch der zweiten Untergruppe des Clade I. Ähnliches gilt für die beiden Flechten der Gattung *Fulgensia*. Auch innerhalb dieser beiden Arten variieren die Photobionten in Abhängigkeit vom Standort. Entlang des gesamten Transektes findet man am nördlichsten Standort auf der Insel Farö, auf Grogarn und Ardre sowohl Arten der Gattung *Trebouxia* aus der ersten als auch aus der zweiten Untergruppe, während im Süden der Insel auf der Kiesalvar bei Sundre mit den bisherigen Proben nur *Trebouxia* Arten der zweiten Untergruppe identifiziert worden sind. Da bis zu diesem Zeitpunkt der Untersuchungen die Daten von nur einer eingeschränkten Anzahl von Proben vorliegen, muss man hinsichtlich der Beurteilung der Verteilung der Photobionten in Abhängigkeit von möglichen abiotischen und biotischen Standortfaktoren vorsichtig sein. Es ist nicht auszuschließen, dass mit zunehmender Probenanzahl auch weitere Linien der Photobionten gefunden werden können.

Die in der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland gefundenen Photobionten der Gattung *Asterochloris* und *Myrmecia* wurden ebenfalls in der sehr ähnlichen Flechtenassoziation von Südfrankreich gefunden. Die in den Flechten *Squamarina cartilaginea* und *Lecidea lurida* von Gotland identifizierten Artlinien der Gattung *Asterochloris* entsprechen nicht der in Südfrankreich ermittelten *Asterochloris irregularis*.

Eine Auffälligkeit zeigt die Photobiontenanalyse der Flechte *Psora decipiens* von Ardre. Während in der Algenkultur aus dem Flechtenmaterial von Ardre für *P. decipiens* eine *Asterochloris* Variante 4 gefunden wurde (**Tabelle 5**), ist in der direkten Analyse aus den Flechtenthalli an allen Standorten Farö, Grogarn, Ardre und Sundre für *P. decipiens* jeweils eine *Myrmecia* als Photobiont identifiziert worden. Bevor mögliche Interpretationen formuliert werden, müssen durch weitere Daten die Ergebnisse verifiziert werden. Es muss noch mal darauf hingewiesen werden, dass nahezu alle Daten bisher nur aufgrund einer Probe erhoben wurden.

## IV. Zusammenfassung

Die wichtigsten Ergebnisse sollen kurz zusammengestellt werden.

### I. Kulturversuche mit der xerophilen Flechtengesellschaft

Die Ergebnisse der Kulturversuche verdeutlichen die Dynamik und das Potential jedes einzelnen Flechtenvertreter der xerophilen Flechtengesellschaft, die die Entstehung des komplexen Multibeziehungssystems ermöglichen.

#### I. 1 Die Primärversuche mit der Krustenflechte *Placynthium nigrum*

- Die Blaualgenflechte *P. nigrum* verfügt über eine außerordentlich hohe Plastizität und Flexibilität und zeigt damit ein hohes Anpassungspotential an die unterschiedlichen Kulturbedingungen.
- *P. nigrum* differenziert sowohl im Freiland als auch unter den artifiziellen Laborbedingungen vielfältige Entwicklungsprozesse, die sich durch Wachstum, Regeneration und Ansiedlung darstellen.
- Die jeweiligen Kulturbedingungen der verschiedenen Untersuchungsgebiete (Gotland, Neandertal und Labor) beeinflussen die Intensität und den zeitlichen Verlauf der Differenzierungsvorgänge.
- Die Kulturbedingungen im Neandertal sind besonders günstig. Hier setzen erste Differenzierungsvorgänge wie das Auswachsen der Mycobiontenhyphen, die Gallertisierung der Gesteinsoberfläche sowie das Herauslösen der Blaualgenfäden des Photobionten *Dichotrix orsiniana* früher und intensiver ein als am natürlichen Standort auf Gotland. Erste Neuansiedlungen auf der Gesteinsoberfläche werden hier nach sechs Kulturmonaten sichtbar. Am Ende der gesamten Kulturdauer ist die gesamte Gesteinsoberfläche massiv besiedelt.
- Die Kulturen am natürlichen Standort auf der Karstalvar auf Gotland zeigen prinzipiell die gleichen Differenzierungsvorgänge wie im Neandertal, dennoch erscheint der gesamte Entwicklungsprozess auf Gotland zeitlich verzögert und weniger intensiv.
- Die artifiziellen Bedingungen in der Klimakammer scheinen für *P. nigrum* insgesamt weniger optimal. Allgemeine Entwicklungsverzögerungen werden deutlich. Dennoch vollziehen sich prinzipiell die gleichen Differenzierungsvorgänge, wenn auch zeitlich verzögert und weniger intensiv.
- Mit der erfolgreichen Etablierung der Krustenflechte *P. nigrum* ist die Voraussetzung zur Entstehung des komplexen Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft gegeben.

## I. 2 Die Interaktionsversuche mit den verschiedenen Vertretern der xerophilen Flechtengesellschaft

Die für die Kulturversuche verwendeten Vertreter der Blaualgenflechten *Placynthium nigrum*, *Collema cristatum* und *Synalissa symphorea* sowie die Grünalgenflechte *Lecidea lurida* verfügen jeweils über einen unterschiedlichen Differenzierungsgrad der Thallusorganisation, der sich offensichtlich in einer voneinander abweichenden Plastizität und Flexibilität hinsichtlich der Anpassung an die verschiedenen Kulturbedingungen niederschlägt.

### I. 2.1 Das Potential und die Dynamik der einzelnen Flechtenvertreter

- Die Blaualgenflechten verfügen über eine insgesamt höhere Dynamik hinsichtlich vielfältiger Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge als die Grünalgenflechte.
- Innerhalb der Gruppe der Cyanoflechten lässt sich ebenfalls eine graduelle Abstufung der Plastizität beobachten.

#### *Placynthium nigrum*

- Die Krustenflechte *P. nigrum* ist eindeutig die Flechte mit der einfachsten und noch sehr ursprünglichen Thallusorganisation.
- Die Assoziation zwischen den beiden Bionten ist auffallend locker und instabil.
- Ihre Dynamik in Bezug auf die verschiedenen Differenzierungsvorgänge ist außerordentlich hoch. Sie zeigte im Verlauf der Kulturexperimente die am stärksten ausgeprägte Plastizität, die sich in einem sehr hohen Adaptionspotential an sehr unterschiedliche Kulturbedingungen widerspiegelte.

#### *Collema cristatum*

- Die Thallusorganisation der Gallertflechte *C. cristatum* ist weiter entwickelt als bei der Krustenflechte *P. nigrum*. Es liegt eine homöomere Thallusgliederung vor.
- Auch in dieser Flechte ist die Assoziation zwischen den Bionten relativ labil, wenn auch stabiler als bei *P. nigrum*.
- Ihre Plastizität und Flexibilität ist geringer als die von *P. nigrum*, dennoch verfügt auch *C. cristatum* über ein verhältnismäßig hohes Adaptionspotential an unterschiedliche Kulturbedingungen und zeigt vielfältige Differenzierungsprozesse.

#### *Synalissa symphorea*

- Bedingt durch die höhere Thallusorganisation verfügt *S. symphorea* über eine weniger flexible Entwicklungsstrategie. Der keulige ledrige Stiel erweist sich als nicht differenzierungsfähiges Gewebe, dagegen zeigen die kugelig gallertigen Thallusstrukturen noch allgemeines Wachstumspotential.
- *S. symphorea* besitzt insgesamt eine deutlich geringere Plastizität und Adaptionfähigkeit als die beiden anderen Blaualgenflechten.

*Lecidea lurida*

- Die heteromer gegliederte Grünalgenflechte weist von allen in den Kulturversuchen verwendeten Flechtenvertretern die höchste Thallusdifferenzierung auf.
- Die Assoziation zwischen den Symbionten ist sehr stabil.
- Die Plastizität und Adaptionfähigkeit ist im Vergleich zu den Blaualgenflechten deutlich herabgesetzt.
- Wachstums- und Differenzierungsvorgänge sind unter den Kulturbedingungen eingeschränkt und Degenerationsprozesse setzen ein.

I. 2.2 Die Ausbildung der Interaktionsmuster zwischen den einzelnen Flechtenvertretern

Zwischen der Blaualgenflechte *P. nigrum* und jedem einzelnen Vertreter der xerophilen Flechtengesellschaft differenzieren sich auch unter den Kulturbedingungen charakteristische interspezifische Interaktionsmuster heraus, die in ihrer Gesamtheit für die dynamische Entstehung und Stabilität des komplexen Multibeziehungs-systems von essentieller Bedeutung sind.

Interaktionsmuster zwischen *Placynthium nigrum* und *Collema cristatum*

- Zwischen den beiden Blaualgenflechten werden unabhängig von den Kulturbedingungen identische Interaktionsmuster ausgebildet.
- Die unterschiedlichen klimatischen Bedingungen beeinflussen nicht die prinzipielle Ausbildung des Interaktionsgefüges, nehmen aber Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und Intensität.
- Offensichtlich liegt ein genetisch festgelegter Differenzierungsmodus vor, der zwar positiv oder negativ beeinflusst werden kann, sich aber prinzipiell nicht verändert.

Interaktionsmuster zwischen *Placynthium nigrum* und *Synalissa symphorea*

- Auch zwischen *P. nigrum* und *S. symphorea* werden unabhängig vom Untersuchungsgebiet prinzipiell die identischen Interaktionsmuster ausgebildet.
- Die klimatischen Unterschiede beeinflussen zwar die Entwicklungsgeschwindigkeit und Intensität der spezifischen Differenzierungsvorgänge, die Qualität der prinzipiellen Interaktionsform ist aber identisch.
- In der Ausdifferenzierung des gemeinsamen Assoziationsgefüges zeigt *P. nigrum* die aktiven Entwicklungsprozesse, während *S. symphorea* einen eher passiven Part übernimmt.

Interaktionsmuster zwischen *Placynthium nigrum* und *Lecidea lurida*

- Die Ausbildung der interspezifischen Interaktionsmuster zwischen den beiden Flechtenpartnern kann erfolgen, da die stark ausgeprägte Plastizität und Flexibilität der Blaualgenflechte *P. nigrum* die geringe Dynamik und das mangelnde Adaptionsvermögen der Grünalgenflechte *L. lurida* ausgleichen kann.
- Auch hier zeigen sich in Abhängigkeit der Kulturbedingungen Unterschiede in der Entwicklung des gemeinsamen Assoziationskomplexes.

Der multiinteraktive Kulturansatz zwischen *Placynthium nigrum*, *Collema cristatum*, *Synalissa symphorea* und *Lecidea lurida*

- Alle Flechtenpartner interagieren miteinander und zeigen aktive Wachstumsprozesse.
- Die für die jeweiligen Arten charakteristischen Differenzierungsvorgänge verlaufen hier in verstärkter Intensität. Die Entwicklung des Gesamtsystems ist positiv verstärkt.
- Es entstehen offensichtlich ernährungsphysiologische Vorteile für alle beteiligten Interaktionspartner, die die Entstehung des komplexen Systems unterstützen.

I. 3 Der Einfluss der Kulturbedingungen

In allen Kulturversuchen hat sich deutlich herausgestellt, dass neben der prinzipiellen Flexibilität und Adaptionsfähigkeit jedes einzelnen Flechtenvertreters insbesondere die unterschiedlichen Kulturbedingungen einen großen Einfluss auf die Entwicklung und Etablierung des Multi-Interaktionssystems der xerophilen Flechtengesellschaft genommen haben. Die Ansiedlungs- und Differenzierungsprozesse wurden von einer Reihe ökologischer Faktoren beeinflusst. Hierzu gehören die Substratbeschaffenheit und die Untersuchungsgebiete mit ihren unterschiedlichen klimatischen Bedingungen und Umweltfaktoren

Substrat

- Die Substratbeschaffenheit hat den erfolgreichen Ansiedlungsprozess beeinflusst.
- Das wesentlich härtere und besonders glatte Kalkgestein des Neandertals war besonders für die primären Ansiedlungsprozesse suboptimal.
- Das vom natürlichen Standort stammende silurische Kalkgestein von Gotland erwies sich aufgrund seiner porösen Oberflächenbeschaffenheit für die initialen Besiedlungsprozesse günstiger.

### Die Untersuchungsgebiete

In allen Kulturversuchen hat sich eindeutig gezeigt, dass die Bedingungen im stadtnahen Gebiet des Neandertals für die allgemeinen Wachstums- und Differenzierungsprozesse aller beteiligten Flechtenvertreter besonders günstig waren. Die allgemeinen Entwicklungsprozesse setzen nicht nur früher ein als auf Gotland, sie verliefen auch mit verstärkter Intensität. Die Kulturbedingungen im Labor erwiesen sich als deutlich suboptimal.

### Neandertal

- Die sicherlich höhere Umweltbelastung im stadtnahen Gebiet des Neandertals im Vergleich zur Karstalvar auf Gotland, scheint durch besonders günstige mesoklimatische Bedingungen ausgeglichen zu werden.
- Das Klima im Neandertal (relativ kühle und feuchte Sommermonate und milde Winter) sowie die schattige Exposition des Untersuchungsgebietes wirken sich zunächst auf die primären Entwicklungsschritte der xerophilen Flechtengesellschaft besonders günstig aus.
- Die Wasserverfügbarkeit ist hier kein limitierender Faktor. Eher scheinen aufgrund der durchschnittlich hohen Feuchtigkeit, die für weitere morphogenetische Differenzierungsschritte unbedingt notwendigen Trockenphasen nicht einzutreten.
- Frühzeitig einsetzende destabilisierende Degenerationsprozesse sind die Folge und das Gesamtsystem ist langfristig weniger stabil.
- Die interspezifische Konkurrenz durch schnellwüchsige Organismen wie Algen, Moose und Phanerogamen verhindern letztlich im Neandertal den langfristigen Entwicklungsvorteil und die erfolgreiche Etablierung der xerophilen Flechtengesellschaft.

### Gotland

- Das Untersuchungsgebiet auf der Karstalvar ist weitgehend frei von Umweltbelastungen.
- Bedingt durch die klimatische Situation (hohes Strahlungsklima, regelmäßige Trockenzeiten) ist die Wasserverfügbarkeit zwar limitiert, die Vertreter der xerophilen Flechtengesellschaft haben sich aber trotz der ariden Bedingungen durch spezielle Wachstumsstrategien an den Standort etabliert und ein stabiles Mikro-Ökosystem geschaffen.
- Die interspezifische Konkurrenz spielt am natürlichen Standort der Karstalvar auf Gotland keine Rolle.

### Labor

- Die Gesamtheit der in der Klimakammer vorherrschenden Bedingungen ist hoch artifiziell und für die allgemeinen Entwicklungsprozesse deutlich suboptimal.
- Spezifische Differenzierungsvorgänge setzen häufig stark verzögert ein, verlaufen weniger intensiv oder werden nicht mehr vollzogen.
- Dennoch konnten die Ergebnisse Hinweise auf die Adaptionfähigkeit und das Potential der einzelnen Flechtenvertreter geben und damit aufzeigen, wie jede einzelne Flechtenart zur Entstehung des Gesamtsystems beitragen kann.

Die Plastizität und Flexibilität der beteiligten Partner bestimmen die Dynamik des Entstehungsprozesses und beeinflussen die Komplexität des ausdifferenzierten Interaktionsgefüges. Durch die Auswahl der unterschiedlichen Kulturbedingungen konnte das Potential innerhalb der xerophilen Flechtengesellschaft herausgearbeitet werden, mit welchem auch unter suboptimalen Bedingungen die Entstehung der komplexen Interaktionsmuster gelungen ist. Negativ beeinflussende Faktoren werden durch die Plastizität und Dynamik der verschiedenen Flechtenvertreter ausgeglichen. Wenn auch die Kulturbedingungen Einfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit und Komplexität der ausgebildeten Interaktionen genommen haben, wurden die prinzipiellen Differenzierungsmuster nicht beeinflusst, da sie offensichtlich auf genetischer Ebene festgelegt sind.

## **II. Die „Bunte Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland**

Im Ökosystem der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ bilden sich zwischen den verschiedenen Arten komplexe inter- und intraspezifische Interaktionsmuster aus. Die Gattung *Fulgensia* zeigt innerhalb dieser Flechtengemeinschaft mit den beiden Arten *Fulgensia bracteata* und *F. fulgens* eine auffallende Dominanz. Entsprechende Anpassungsmechanismen an die am natürlichen Standort vorherrschenden Bedingungen liegen vor.

### II.1 Die Selektivitätsversuche mit dem Mycobionten *F. bracteata* und den verschiedenen Photobionten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

- Der Mycobiont *F. bracteata* entwickelt mit allen ihm angebotenen kultivierten Photobionten primäre Lichenisierungsstadien.
- Es ergeben sich mit den verschiedenen Photobionten klare Unterschiede in der Entwicklungszeit und in der Intensität des ausdifferenzierten Lichenisierungskontaktes.
- Mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia* werden die ersten primären Lichenisierungsstadien in Kultur innerhalb von nur sechs Wochen gebildet.

- Zwischen dem Mycobionten *F. bracteata* und dem arteigenen Photobionten sowie dem Photobionten aus *Toninia sedifolia* wird ein kompaktes und stabiles Interaktionsgefüge ausdifferenziert. Beide Photobionten sind nach der molekularbiologischen Charakterisierung identisch und gehören zu einer gemeinsamen Untergruppe.
- Zwischen dem Mycobionten *F. bracteata* und dem Photobionten isoliert aus *F. fulgens* bildet sich dagegen eine weniger kompakte Assoziationsform. Der Photobiont unterscheidet sich geringfügig von den beiden vorherigen Algen und gehört zu einer anderen Untergruppe. Er scheint damit weniger kompatibel zu sein.
- In den entwickelten Pilz-Algenkonglomeraten mit den Photobionten der Gattung *Trebouxia* zeigen die Algenzellen eine geringe Teilungsaktivität. Offensichtlich wirken hier regulatorische Mechanismen, die bei der Entstehung eines intakten symbiotischen Systems zwischen den beteiligten Bionten wirken.
- Mit den Photobionten der Gattung *Asterochloris* zeigt der Mycobiont erst nach sechs Monaten Kulturdauer die ersten Lichenisierungsreaktionen.
- Die Erkennungs- und Lichenisierungsreaktion ist deutlich verzögert und weniger intensiv.
- Die mit den Photobionten der Gattung *Asterochloris* ausdifferenzierten Assoziationsformen sind durch eine hohe Teilungsaktivität der Algen gekennzeichnet (Autosporen!). Hier scheinen die für das symbiotische System typischen Regulationsmechanismen noch nicht entwickelt zu sein.
- Die signifikanten Unterschiede im Erkennungs- und Lichenisierungsprozess geben Hinweise auf das Selektivitätsverhalten von *F. bracteata* und die unterschiedliche Kompatibilität der jeweiligen Photobionten.
- Der Erkennungsprozess beinhaltet verschiedene Entwicklungsphasen in der Ausbildung des symbiotischen Kontaktes und ist abhängig vom Kompatibilitätsgrad der Bionten.

## II. 2 Die molekulare Analyse der Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“

### II. 2.1 Die Photobiontenkulturen

- Die phylogenetische Analyse der ITS r DNA Regionen zeigt, alle Photobionten gehören entweder zur Gattung *Trebouxia* oder zur Gattung *Asterochloris*.
- In den Flechten *Fulgensia bracteata*, *F. fulgens* und *Toninia sedifolia* findet man die Photobionten der Gattung *Trebouxia*.
- Alle Photobionten der Gattung *Trebouxia* gehören zu Clade I und können zwei Untergruppen zugeordnet werden.
- Die Photobionten der Flechten *Fulgensia bracteata* und *Toninia sedifolia* sind identisch und gehören zur ersten Untergruppe, der Photobiont der Flechte *F. fulgens* zeigt wenige Unterschiede in seiner ITS Region und wird der zweiten Untergruppe zugeordnet.

- In den Flechten *Squamarina cartilaginea*, *Psora decipiens* und *Lecidea lurida* findet man die Photobionten der Gattung *Asterochloris*.

#### II. 2.1 Die Photobiontendiversität innerhalb der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ entlang eines Transektes

- Die aus den sechs verschiedenen Flechtenvertretern sequenzierten Photobionten gehören entweder zur Gattung *Trebouxia*, zur Gattung *Asterochloris* oder zur Gattung *Myrmecia*.
- Für die Gattung *Trebouxia* wurden insgesamt vier verschiedene Sequenzen gefunden, alle Photobionten dieser Gattung gehören zum Clade I.
- Für die Gattung *Asterochloris* wurden insgesamt vier verschiedene Sequenzen gefunden.
- In Abhängigkeit vom Standort kann der Photobiont einer Flechte variieren.
- Die vorläufigen Ergebnisse der molekularbiologischen Analyse deuten an, dass auf Farö, Grogarn und Ardre jeweils beide Untergruppen der Gattung *Trebouxia* vorzufinden sind, während im Süden der Insel auf der Kiesalvar von Sundre innerhalb der Gattung *Trebouxia* offensichtlich nur die zweite Untergruppe vorliegt

## V. Literaturverzeichnis

- ABELS, F.B., MORGAN, P.W. & SALTVEIT, M.E. 1992: Ethylene in Plant Biology. Academic Press, New York. 2nd.
- ALBERTSON, N. 1950: Das große südliche Alvar der Insel Öland eine pflanzensoziologische Übersicht. Svensk Botanisk Tidskrift. 44 (2): 270-325.
- AHMADJIAN, V. 1980: Separation and artificial synthesis of lichens. In: Symbiosis and parasitism. Ohio State University Biosciences Colloquia, No. 5. Cook, C.B., Pappas, P.W. & Rudolf, E.D. (eds). Ohio State, University Press: 1-7.
- AHMADJIAN, V. 1993: The Lichen Symbiosis. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- AHMADJIAN, V. & JACOBS J.B. 1981: Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. Nature Volume 289: 169-172.
- AHMADJIAN, V. & JACOBS J.B. 1983: Algal-fungal relationships in lichens: recognition, synthesis, and development. In: Algal Symbiosis. Goff, L.J. (ed). Cambridge University Press, Cambridge, 147-172.
- AHMADJIAN, V., RUSSEL, L.A., & HILDRETH K.C. 1980: Artificial reestablishment of lichens. I. Morphological interactions between the phycobionts of different lichens and the mycobionts of *Cladonia cristatella* and *Lecanora chrysoleuca*. Mycologia 72: 73-89.
- AHMADJIAN, V., BRINK, J.J. & SHEBATA, A.I. 1990: Molecular biology of lichens – search for plasmid DNA and the question of gene movement between bionts. Proceedings of International Symposium on Lichenology. Kyoto University. Nippon Paint Co: 2-21.
- ARMALEO, D. & CLERK, P. 1991: Lichen chimeras. DNA analysis suggest that one fungus forms two morphotypes. Exp. Myc. 15: 1-10.
- ASCADO, C. & GALVAN, J. 1976: Studies of the pedogenetic action of lichen acids. Pedobiologia 16: 321-331.
- ASCADO, C., GALVAN, J. & RODRIGUEZ-PASCAL, C. 1982: The weathering of calcareous rocks by lichens. Pedobiologia 24: 219-229.
- BAILEY, D., OTTEN, W. & GILLIGAN, C.A. 2000: Saprotrophic invasion by the soil-borne fungal plant pathogen *Rhizoctonia solani* and percolation thresholds. New Phytologist 146: 535-544.
- BARKMAN, J.J. 1977: Die Erforschung des Mikroklimas in der Vegetation, theoretische und methodische Aspekte. In: Dierschke, H. (ed.): Vegetation und Klima. Berichte des Internationalen Symposiums.
- BECK, A. 1999: Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock. *Lichenologist* 31: 501-510.
- BECK, A., FRIEDL, T., & RAMBOLD, G. 1998: Selectivity of photobiont choice in an defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies. New Phytologist 139: 709-720.
- BECK, A., KASALICKY, G. & RAMBOLD, G. 2002: Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida*. New Phytologist 153: 317-326.
- BERGMANN, B. MATVEYEV, A. & RASMUSSEN, U. 1996: Chemical signalling in cyanobacterial-plant symbiosis. Trends in Plant Science: 1360-1385.
- BERTSCH, A. & Butin, H. 1967: Die Kultur der Erdflechte *Endocarpon pulvillum* im Labor. Planta 72: 29-42.
- BJELANOVIC, M.M. 1967: Mesoklimatische Studien in Rhein- und Moselgebiet. Dissertation. Bonn. Germany.
- BOWLER, P.A. & Rundel P.W. 1975: Reproductive strategies in lichens. In: Botanical Journal of the Linnean Society 70: 325-340.
- BRINKMANN, M. 2002: Genetische Diversität von Bionten in der Flechtensymbiose. Diplomarbeit. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- BRUMBERG, J. 2000: Neuansiedlung und Wachstum der Flechte *Lobaria pulmonaria* im stadtnahen Bereich. Diplomarbeit. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- BÜDEL, B. & LANGE, O.L. 1991: Water status of green and blue-green phycobionts in lichen

- thalli after hydration by water vapour uptake: do they become turgid? *Acta Botanica* 104: 361-366.
- BUBRICK, P., FRENSDORFF, A. & GALUN, M. 1985: Selectivity in the Lichen Symbiosis. In: *Lichen Physiology and Cell Biology*. Brown, D.H. (ed.). Plenum Press, New York and London, 319-334.
- BUTIN, H. 1954: Physiologisch-ökologische Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Photosynthese bei Flechten. *Biologisches Zentralblatt* 73: 459-501.
- CANTERS, K.J., SCHÖLLER, H., OTT, S. & JAHNS H.M. 1991: Microclimatic influence on lichen distribution and development. *Lichenologist* 23 (3): 237-252.
- CHRISTMAS, M. 1980: Ascospore discharge and germination in *Xanthoria parietina*. *The Lichenologist* 12: 403-406.
- CROWFORD, J.W. & RITZ, K. 1994: Origin and consequences of colony form in fungi: a reaction-diffusion mechanism for morphogenesis. In: *Shape and form in plants and fungi*. Ingram, D.S. & Hudson, A. (eds). Academic Press, London, UK: 311-327.
- CUBERO, O.F., CRESPO, A., FATEHI, J. & BRIDGE, P.D. 1999: DNA extraction and PCR amplification method suitable for fresh, herbarium-stored, lichenized, and other fungi. *Plant Systematics and Evolution* 216(3-4): 243-249.
- DAVIES, E. 1995: *Plant Hormones. Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, London.
- DEACON, J.W. 1997: *Modern Mycology*. Blackwell Science, UK.
- DEGELIUS, G. 1954: The lichen genus *Collema* in Europe. *Morphology, Taxonomy, Ecology. Symbolae Botanicae Upsalienses XIII*: 2.
- DE PRIEST, P R., PIERCEY-NORMORE, M., SIKAROODI, M., KÄRKKÄINEN, K., OKSANEN, I., YAHR, R. & AHTI, T. 2000: Phylogenetic relationships among sections of *Cladonia* and *Cladina*. In: *Book of Abstracts. 14. The Fourth IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the turn of the Millenium*. Barcelona.
- DE VERA, J.P.P. 2000: Interaktionen und Besiedlungsprozesse von Flechten der „Bunten Erdflechtengesellschaft“ auf Gotland. Diplomarbeit. Heinrich-Heine-Universität Düsseldorf. Germany.
- DE VERA, J.P.P., HORNECK, G, RETTBERG, P & OTT, S. 2003: The potential of the lichen symbiosis to cope with extreme conditions of outer space – I. Influence of UV radiation and space vacuum on the vitality of lichen symbiosis and germination capacity. *International Journal of Astrobiology* 1 (4): 285-293.
- DIAZ, C.L., MELCHERS, L.S., HOOYKAAS, P., LUGTENBERG, B. & KIJNE, J.W. 1989: Root lectin as a determinant of host-plant specificity in the Rhizobium-legume symbiosis. *Nature* 338: 579-581.
- DÖRING, H., CLERC, P., GRUBE, M. & WEDIN, M. 2000: Mycobiont-specific PCR primers for the amplification of nuclear ITS and LSU rDNA from lichenized ascomycetes. *Lichenologist* 32(2): 200-204.
- DU RIETZ, G.E. 1924: Die Soredien und Isidien der Flechten. In: *Svensk Botanisk Tidskrift. Band 18 (3)*: 371-396.
- DU RIETZ, G.E. 1930: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. *Abderhalden. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden XI*: 5.
- ELDERS, U. 1991: Vegetationskundliche Untersuchungen in dem „Gotländischen Fels-Alvar“. Diplomarbeit. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- ELDRIDGE, D.J. AND GREENE, R.S.B. 1994: Microbiotic soil crusts: a review of their roles in soil and ecological process in the rangelands of Australia. *Australian Journal of Soil Res.* 32: 389-415.
- EPSTEIN, E., SAGEE, O., COHEN, D.J. & GARTY, J. 1986: Endogenous auxin and ethylene in the lichen *Ramalina duriaei*. *Plant Physiology* 82: 1122-1125.
- ETGES, S. 2001: Reaktionsmuster und morphogenetisches Potential isolierter Mycobionten (Flechtenpilze) und die Bedeutung für den Symbioseorganismus Flechte. Inaugural Dissertation. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- EVANS, R.D. & JOHANSEN, JR 1999: Microbiotic crusts and ecosystem processes. *Critical Reviews in Plant Sciences* 18(2): 183-225.

- FARMER, A.M., BATES, J.W. & BELL, J.N.B. 1991: Seasonal variations in acidic pollutant inputs and their effects on the chemistry of stemflow, bark and epiphyte tissues in three oak woodlands in North West Britain. In: *New Phytologist* 118: 441-451.
- FRIEDL, T. 1987: Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum*. *Lichenologist* 19: 183-191
- FRIEDL, T. 1989: Systematik und Biologie von *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (lichenisierte Ascomyceten). Inaugural Dissertation, Universität Bayreuth. Germany.
- FRIEDL, T. 1996: Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): inferences from nuclear-encoded DNA Sequences and motile cell ultrastructure. *Phycologia* 35: 456-469.
- FRIEDL, T. & ROKITTA, C. 1997: Species relationships in the lichen genus *Trebouxia* (Chlorophyta, Trebouiophyceae): molecular phylogenetic analyses of nuclear-encoded large subunit rRNA gene sequences. *Symbiosis* 23 (2+3): 125-148.
- FRIEDL, T., BESENDAHL, A., PFEIFFER, P. & BATTACHARYA, D. 2000: The distribution of group I introns in lichen algae suggests that lichenization facilitates intron lateral transfer. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 14: 342-352.
- FRIES, T.M. 1886: Beiträge zur Kenntnis der sogenannten Cephalodien bei den Flechten. *Flora* 2: 2-25.
- FRÖBERG, L., BAUR, A & BAUR B 1993. Differential Herbivore Damage to Calcicolous Lichens by snails. *Lichenologist* 25 (1) 83-95.
- GADGIL, M & SOLBRIG, O.T. 1972. The concept of r- and K-selection: evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *American Naturalist* 106: 14-30.
- GALUN, M. 1988: Lichenization. - In: *CRC Handbook of Lichenology II*. Galun, M. (ed). Boca Raton, Florida, CRC Press: 153-169.
- GALUN, M., PARAN, N. & BEN-SHAUL, Y. 1970: Structural modifications of the phycobiont in the lichen thallus. *Protoplasma* 96: 85-96.
- GALUN, M. & KARDISH, N. 1995: Lectins as determinants of symbiotic specificity in lichens. *Cryptogamic Botany* 5 (2): 144-148.
- GASSMANN, A. & OTT, S. 2000: Growth strategy and the gradual symbiotic interactions of the lichen *Ochrolechia frigida*. *Plant Biology* 2: 368-378.
- GAUSLAA, Y. 1985: the ecology of *Lobaria pulmonariae* and *Parmelion caperatae* in *Quercus* dominated forests in South-West Norway. In: *The Lichenologist* 17 (2): 117-140.
- GEITLER, L. 1937: Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose VI. *Archiv für Protistenkunde* 88: 161-179.
- GERSON, U 1973: Lichen-arthropod associations. *Lichenologist* 5: 434-443.
- GILBERT, O.L. 1986: Field Evidence for an Acid Rain Effect on Lichens. In: *Environmental Pollution* 40: 227-231.
- GLEBE G., SCHIRMER, W. & FEY, M. 1988: Stadt und Naturraum. Sonderdruck aus: Weidenhaupt H. (Hrsg.): *Die Geschichte der Stadt Düsseldorf*. Düsseldorf.
- GOETZE, K. 1951: *Wetter, Klima, Leben im Bergischen Lande*. Solingen.
- HAFFELLNER, J. & GRILL, D. 1980: Die Wiedereinwanderung von epiphytischen Flechten in den Raum Loeben-Hinterberg nach Stilllegung des Hauptemittenten. *Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien* 131: 83-87.
- HAFFELLNER, J. & GRILL, D. 1981: Der Einfluß der Stilllegung einer Zellstofffabrik auf die Vegetation der Umgebung. *Phyton (Austria)* 21 (1): 25-38.
- HAHN, S.C., TENHUNEN, J.D., POPP, P.W., MEYER, A. & LANGE, O.L. 1993: Upland Tundra in the foothills of the Brooks Range, Alaska: Diurnal CO<sub>2</sub> exchange patterns of characteristic lichen species. *Flora* 188: 125-143.
- HALLINGBÄCK, T. 1990: Transplanting *Lobaria pulmonaria* to new localities and a review on the transplanting of lichens. In: *Windahlia* 18: 57-64.
- HARTUNG, W. & GIMMLER, H. 1994: A stress physiological role for abscisic acid (ABA) in lower plants. *Progress in Botany* 55: 157-173.
- HAWKSWORTH, D.L. 1971: Lichens as litmus for air pollution: a historical review. *International Journal of Environmental Studies* 1: 281-296.

- HAWKSWORTH, D.L. 1973A: Mapping studies: In: Ferry, B.W., Baddeley, M.S. & Hawksworth, D.L.: Air Pollution and lichens. London: 38-76.
- HAWKSWORTH, D.L. 1973B: Some advances in the study of lichens since the time of E.M. Holmes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 67: 3-31.
- HAWKSWORTH, D.L. 1988: The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 96: 3-20.
- HELMS, G., FRIEDL, T., RAMBOLD, G. & MAYRHOFFER, H. 2001: Identification of photobionts from lichen family Physciaceae using algal-specific ITS rDNA sequencing. *Lichenologist* 33 (1): 73-86.
- HENSSEN, A. & JAHNS H. M. 1974: Lichenes. Eine Einführung in die Flechtenkunde. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- HILL, D.J. 1985: Changes in photobiont dimensions and numbers during co-development of lichen symbionts. In: *Lichen Physiology and Cell Biology*. Brown, D.H. (ed.). Plenum Press, New York and London: 303-317.
- HILL, D.J. 1989: The control of the cell cycle in microbial symbionts. *New Phytologist* 112: 175-184.
- HILL, D.J. 1992: The Co-ordination of development of Symbionts in Mutualistic Symbiosis with reference to the cell cycle of the photobiont in lichens. *Symbiosis* 14: 325-333.
- HONEGGER, R. 1986: Ultrastructural studies in lichens. I. Haustorial types and their frequencies in a range of lichens with trebouxoid photobionts. *New Phytologist* 103: 785-795.
- HONEGGER, R. 1987: Isidium formation and the development of juvenile Thalli in *Parmelia pastillifera* (Lecanorales, lichenized Ascomycetes). *Acta Botanica Helvetica* 97: 147-152.
- HONEGGER, R. 1990: Mycobiont-photobiont interactions in adult Thalli and in axenically resynthesized pre-thallus stages of *Xanthoria parietina* (Teloschistales, lichenized Ascomycetes). *Contributions to Lichenology*. In Honour of A. Henssen. J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin Stuttgart. *Bibliotheca Lichenologica*. 38: 191-208.
- HONEGGER, R. 1991: Functional aspects of the lichen symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42: 553-578.
- HONEGGER, R. 1998: The lichen symbiosis – What is so spectacular about it? *Lichenologist* 30 (3): 193-212.
- JACOBSEN, P. 1992: Flechten in Schleswig-Holstein: Bestand, Gefährdung und Bedeutung als Bioindikatoren. *Mitteilungen der Arbeitsgemeinschaft Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg* 42: 1-234.
- JAHNS, H.M. 1979: Die Neubesiedlung von Baumrinde durch Flechten. II. *Natur und Museum* 109 (3): 88-94.
- JAHNS, H.M. 1982: Luftverschmutzung und Krustenflechten im Frankfurter Stadtgebiet. *Natur und Museum* 109 (3): 88-94.
- JAHNS, H.M. 1984: Morphology, reproduction and water relations – a system of morphogenetic interactions in *Parmelia saxatilis*. In: Hertel, H. & Oberwinkler, F. (ed.) *Festschrift J. Poelt, Beiheft 19 zur Nova Hedwigia*: 715-737.
- JAHNS, H.M. 1987: New trends in developmental morphology of the thallus. *Bibliotheca Lichenologica* 25: 17-33.
- JAHNS, H.M. 1993: Culture experiments with lichens. *Plant Systematics and Evolution* 187: 145-174.
- JAHNS, H.M. & SCHUSTER, G. 1981: Morphogenetische Untersuchungen an *Cetraria islandica*. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 55:427-473.
- JAHNS, H.M. & FRITZLER, E. 1982: Flechtenstandorte auf einer Blockhalde. *Herzogia* 6: 243-270.
- JAHNS, H.M. & OTT, S. 1982: Flechtenentwicklung an dicht benachbarten Standorten. *Herzogia* 6: 201-241.
- JAHNS, H.M. & OTT, S. 1983: Das Mikroklima dicht benachbarter Flechtenstandorte. *Flora* 173: 183-222.
- JAHNS, H.M. & OTT, S. 1990: Regulation of regenerative processes in lichens. In: Jahns, H.M., ed. *Beiträge zur Lichenologie*. *Festschrift A. Henssen*. *Bibliotheca Lichenologica* 38: 243-

- 252.
- JAHNS, HM & OTT, S. 1997: Life strategies in lichens - some general considerations. In: Kappen, L (ed), 49-67. *New Species and Novel Aspects in Ecology and Physiology of Lichens*. In Honour of O.L. Lange. Bibliotheca Lichenologica. J Cramer, Berlin, Stuttgart.
- JAHNS, H.M., HEROLD, K. & BELTMANN H.A. 1978: Chronological Sequence, Synchronisation and Induction of the Development of Fruit Bodies in *Cladonia furcata* var. *furcata* (Huds.) Schrad. *Nova Hedwigia* 30: 469-526.
- JAMES, P.W. & HENSSEN, A. 1976: The morphological and taxonomic significance of cephalodia. In: *Lichenology: Progress and Problems*. Brown, D.H. Hawksworth, D.L. & Bailey R.H. (eds). Academic Press, London: 27-77.
- JOHN, V. 1990: Atlas der Flechten in Rheinland-Pfalz. Beiträge zur Landschaftspflege Rheinland-Pfalz 13(1/2): 1-275/1-272.
- JORDAN, W.P. 1970: The internal cephalodia of the genus *Lobaria*. *Bryologist* 73: 669-681.
- KAMPERT, M. & STRZELCZYK, E. 1989: Effect of amino acids on cytokinin-like substances production by mycorrhizal fungi of pine (*Pinus sylvestris* L.). *Agricultural Ecosystems and Environment* 28: 219-228.
- KANDLER, O. & POELT, J. 1984: Wiederbesiedlung der Innenstadt von München durch Flechten. *Naturwissenschaftliche Rundschau* 37: 90-95.
- KAPPEN, L. 1986: Flechtenstandorte als Kleinoasen in der Antarktis. *Düsseldorfer Geobotanisches Kolloquium* 3: 71-76.
- KAPPEN, L. 1988: Ecophysiological relationships in different climatic regions. In: Galun, M. (ed.): *CRC Handbook of Lichenology*. Boca Raton: 37-100.
- KAPPEN, L. 2000: Some aspects of the great success of lichens in Antarctica. *Antarctic Science*. 12 (3): 314-324.
- KAPPEN, L., BÖLTER, M. & KÜHN, A. 1987: Photosynthetic activity of lichens in natural habitats in the maritime Antarctic. In *Progress and Problems in Lichenology in the Eighties* (Peveling, E., ed.). *Bibliotheca Lichenologica* 25: 297-312.
- KAPPEN, L., BREUER, M. & BÖLTER, M. 1991: Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. 3. Photosynthetic production of *Usnea sphacelata*: diurnal courses, models and the effect of photoinhibition. *Polar Biology* 11: 393-401.
- KAPPEN, L. 1993: Lichens in the Antarctic region. In: Friedmann EI (ed.), *Antarctic Microbiology*: 433-490.
- KARDISH, N., SILBERSTEIN, L., FLEMINGER, G. & GALUN, M. 1991: Lectin from the lichen *Nephroma laevigatum* Ach. Localisation and function. *Symbiosis* 11: 47-62.
- KERSHAW, K.A. 1985: *Physiological Ecology of Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- KERSHAW, K.A. & LARSON, D.W. 1974: Studies on lichen dominated systems: IX Topographic influence on microclimate and species distribution. *Canadian Journal of Botany* 52: 1935-1945.
- KIRSCHBAUM, U. & STEUBING, L. 1987: Veränderungen der epiphytischen Flechtenvegetation in der Region Untermain (1971-1985) und ihre Beziehung zur Immissionssituation. *Staub Reinh. d. Luft* 47: 257-260.
- KIRSCHBAUM, U., KLEE, R. & STEUBING, L. 1974: Luftqualitätsmessungen infolge von Immissionswirkungen auf Flechten. Lufthygienisch meteorologische Modelluntersuchung in der Region Untermain. Regionale Planungsgemeinschaft Untermain, Frankfurt/Main. *Arbeitsbericht* 5: 116-127.
- KLEMENT, O. 1966: Vom Flechtensterben im nördlichen Deutschland. *Berichte der naturhistorischen Gesellschaft Hannover* 110: 55-66.
- KLÖCKNER, P. 1998: Wachstum- und Differenzierungsprozesse vegetativer Flechtenstrukturen unter kontrollierten Bedingungen. Inaugural-Dissertation. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- KOSTNER, B. & LANGE, O.L. 1986: Epiphytische Flechten in bayrischen Waldschadensgebieten des nördlichen Alpenraumes: Floristisch-soziologische Untersuchungen und Vitalitätstests durch Photosynthesemessungen. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege* 10: 185-210.

- KROKEN, S & TAYLOR, J.W. 2000: Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with the fungal genus *Letharia*. *The Bryologist* 103(4): 645-660.
- KUMAR, S., KOICHIRO, T., JAKOBSEN, I.B. & NEI, M. 2001: MEGA2: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software. Arizona State University, Tempe, Arizona, USA.
- LANGE, O.L. 1953: Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zur Verbreitung. *Flora* 140: 39-97.
- LANGE, O.L. 1954: Einige Messungen zum Wärmehaushalt poikilohydrer Flechten und Moose. *Archiv f. Met., Geophys. und Bioklima* 5 (2): 182-190.
- LANGE, O.L. 1969: Die funktionelle Anpassung der Flechten an die ökologischen Bedingungen arider Gebiete. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 82: 3-22.
- LANGE, O.L., KILIAN, E. & ZIEGLER, H. 1986: Water vapor uptake and photosynthesis of lichens: performance differences in species with green and blue-green algae as phycobionts. *Oecologia* 71: 104-110.
- LANGE, O.L., KIDRON, G. J., BÜDEL, B. MEYER, A., KILIAN, E. & ABELIOVICH, A. 1992: Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the "biological soil crusts" covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology* 6: 519-527.
- LANGE, O.L., GREEN, T.G.A., REICHENBERGER, A. & MEYER, A. 1996: Photosynthetic depression at high thallus water contents in lichens: concurrent use of gas exchange and fluorescence techniques with cyanobacterial and a green algal *Peltigera* species. *Botanica Acta* 109: 43-50.
- LANGE, O.L., BELNAP, J., REICHENBERGER, H. & MEYER, A. 1997: Photosynthesis of green algal soil crust lichens from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO<sub>2</sub> exchange. *Flora* 192: 1-15.
- LAWREY, J.D. 1991: Biotic interactions in lichen community development: a review. *Lichenologist* 23 (3): 205-214.
- LEHR, H., GALUN, M., OTT, S., JAHNS, H.M. & FLEMMINGER, G. 2000: Cephalodia of the Lichen *Peltigera aphthosa* (L.) Willd. Specific Recognition of the Compatible Photobiont. *Symbiosis*, 29: 357-365.
- LEISTIKOW, K.U. 1994: Anthropologische Vorurteile der Pflanzenmorphologie und ihre Berichtigung. *Senckenberg-Buch* 70: 81-100.
- LEONIAN, L.H. 1936: Effect of auxin from some green algae upon *Phytophthora cactorum*. *Botanical Gazette* 97: 854-859.
- LEWIS, D.H. 1991: Mutualistic symbiosis in the origin and evolution of land plants. In: Margulis, L. & Feter, R. (eds.): *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation*. The MIT Press, Cambridge: 288-300.
- LUMBSCH, H.T., WIRTZ, N., LINDEMUTH, R. & SCHMITT, I. 2002: Higher level phylogenetic relationships of euascomycetes (Pezizomycotina) inferred from a combined analysis of nuclear and mitochondrial sequence data. *Mycol. Progress*. 1: 57-70.
- LURIE, S. & GARTY, J. 1991: Ethylene production in the lichen *Ramalina duriaei*. *Annales of Botany* 68: 317-319.
- LUTZONI, F & VILGALYS, R. 1995: Integration of morphological and molecular data sets in estimating fungal phylogenies. *Canadian Journal of Botany* 73(1): 649-659.
- LUTZONI, F., PAGEL, M. & REEB, V. 2001: Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. *Nature* 411: 937-940.
- MATOO, A. & SUTTLE, J.C. 1991: *The Plant Hormone Ethylene*. (eds.) CRS Press.
- MASCARENHAS, J.P. & CANARY, D. 1985: Pollen, symbionts and symbiont-induced structures. In: Pharis R.P. & Reid, D.M. (eds.): *Encyclopedia of Plant Physiology* 11: 579-598.
- MARGOT, J. 1972: Lichens et Pollution Atmospherique. L'effet du SO<sub>2</sub> sur les soredies d'*Hypogymnia physodes* (L.) Nyl. These Doctoral. Sc., Universite de Louvain.
- MARTIN, W., STOEBE, B., GOREMYKIN, V., HANSMANN, S., HASEGAWA, M. & KOWALLIK, V. 1998: Gene transfer to the nucleus and the evolution of chloroplasts. *Nature* 393: 162-165.
- MC ARTHUR, R. H. & WILSON, E.O. 1967: *Theory of island biogeography*. Princeton.

- MELKONIAN, M. 2001: Systematics and evolution of the algae. I. Genomics meets phylogeny. *Progress in Botany* 62: 340-382.
- MILNE, A. 1961: Definition of competition among animals. In: Milthorpe, F.L. (ed): *Mechanism in Biological Competition*. Symposium of the Society of Experimental Biology 11: 40-61.
- MOLINA, M. & VINCENTE, C. 1995: Correlations between enzymatic activity of lectins, putrescine content and chloroplast damage in *Xanthoria parietina* phycobionts. *Cell Ahdh. Com.* 3: 1-12.
- MONTE, M. 1993: The influence of environmental conditions on the reproduction and distribution of epilithic lichens. *Aerobiologia* 9: 169-179.
- MÜLLER, J. 1981: Experimentell-ökologische Untersuchungen zum Flechtenvorkommen auf Bäumen an naturnahen Standorten. *Hochschul-Sammlung Naturwissenschaften. Biologie.* 14: 1-322.
- NASH, T.H. 1976: Lichens as indicators of air pollution. In: *Naturwissenschaften* 63: 364-367.
- NIMIS, P.L., CASTELLO, M. & PEROTTI, M. 1990: Lichens as biomonitor of sulphur dioxide pollution in La Spezia (Northern Italy). *Lichenologist* 22: 333-344.
- NYLANDER, M.W. 1866: Les lichens du jardin du Luxembourg. *Bulletin Societe Botanique France* 13: 364-371.
- OSENBERG, E. 1993: Die Besiedlung trockener Kalksteinplatten durch Flechten. Diplomarbeit. Heinrich Heine Universität Düsseldorf. Germany.
- OTT, S. 1987A: Exogene und endogene Einflüsse auf die Entwicklung von Ascocarprien bei *Physcia tenella*. *Nova Hedwigia* 45: 327-346.
- OTT, S. 1987B: The juvenile development of lichen thalli from vegetative diaspores. *Symbiosis* 3: 57-74.
- OTT, S. 1987C: Reproductive strategies in lichens. In: Peveling, E. (ed.): *Progress and Problems in lichenology in the eighties*. *Bibliotheca Lichenologica* 25: 81-93
- OTT, S. 1987D: Sexual reproduction and developmental adaptations in *Xanthoria parietina*. *Nordic Journal of Botany* 7: 219-228.
- OTT, S. 1988: Photosymbiodeme and their development in *Peltigera venosa*. *Lichenologist* 20 (4): 361-368.
- OTT, S. 1989: Standorte epiphytischer Flechten in einem Dünengebiet. *Herzogia* 8: 149-175.
- OTT, S. & SCHEIDEGGER, C. 1992: The role of parasitism in the co-development and colonization of *Peltula euploca* and *Glyphopeltis ligustica*. *Symbiosis* 12: 159-172.
- OTT, S. & ZWOCH, I. 1992: Ethylene production by lichens. *The Lichenologist* 24(1): 73-80.
- OTT, S & LUMBSCH, H.T. 2001: Morphology and phylogeny of ascomycete lichens. In: HOCK, B & K ESSER (eds.). *The Mycota. IX. Fungal Associations*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 189-210.
- OTT, S. & ROMEIKE, J. 2003: Energy budget and the biomass problem in morphogenetic processes in Antarctic lichens. *Antarctic science*, eingereicht.
- OTT, S., TREIBER, K., & JAHNS, H.M. 1993: The development of regenerative thallus structures on lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 113: 61-76.
- OTT, S., MEIER, T. & JAHNS, H.M. 1995: Development, regeneration and parasitic interactions between the lichens *Fulgensia bracteata* and *Toninia caeruleonigricans*. *Canadian Journal of Botany* Vol. 73 (Suppl. 1), 1995: 595-602.
- OTT, S., ELDERS, U. & JAHNS H.M. 1996: Vegetation of the rock-alvar of Gotland. I. Microhabitats and succession. *Stuttgart, Nova Hedwigia* 63 (3-4): 433-470.
- OTT, S., ELDERS, U. & JAHNS, H.M. 1997A: Vegetation of the rock-alvar of Gotland. II. Microclimate of lichen-rich habitats. *Nova Hedwigia.* 64 (1-2): 87-101. Stuttgart.
- OTT, S., OSENBERG, E. & JAHNS, H.M. 1997B: Vegetation of the rock-alvar of Gotland. III. Interaction of lichens in rock habitat. *Symbiotic Botany Ups.* 32: 1, 209-221.
- OTT, S., SCHRÖDER, T. & JAHNS, H.M. 2000A: Colonization strategies and interactions of lichens on twigs. *Bibliotheca Lichenologica* 75: 445-455.
- OTT, S., KRIEG, T., SPANIER, U. & SCHIELEIT, P. 2000B: Phytohormones in lichens with emphasis on ethylene biosynthesis and functional aspects on lichen symbiosis. *Phyton* 40: 83-94.
- OTT, S., ETGES, S., ROGGE, E. & JAHNS, H.M. 2003: Regeneration and determination in lichens.

- Festschrift H. Hertel. Bibliotheca Lichenologica. Im Druck.
- PEAKE, J.F. & JAMES, P.W. 1967: Lichens and Mollusca. *Lichenologist* 3: 425-428.
- PIERCEY-NORMORE M.D. & DE PRIEST P.T. 2001: Algal switching among lichen symbioses. *American Journal of Botany* 8: 1490-1498.
- PLESSL, A. 1963: Über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 110: 194-269.
- POELT, J. 1958: Über parasitische Flechten II, *Planta* 51: 288-307.
- POELT, J. 1977: Types of symbiosis with lichens. In H.E. Bigelow & E.G. Simmons (Eds), *Abstracts, Second International Mycological Congress, 2: 526*. Tampa, FL: Second International Mycological Congress.
- POELT, J. & DOPPELBAUER, H. 1956: Über parasitische Flechten. *Planta* 46: 467-480.
- POELT, J. & MAYERHOFER, H. 1987: Über Cyanotrophie bei Flechten. *Plant Systematics and Evolution* 158: 265-281.
- POKOJSKA, A., STRZELCZYK, E., LI, C.Y., ROZYCKI, H. & SZABLEWSKA, M. 1993: Effect plant growth regulators on growth of ectomycorrhizal fungi. *Cryptogamic Botany* 4: 8-13.
- PYATT, F.B. 1969: Studies on the periodicity of spore discharge and germination in lichens. *The Bryologist* 72: 48-53.
- PYATT, F.B. 1973: Lichen propagules. In: *The Lichens*. Ahmadjian, V. & Hale, M.E. (eds.). Academic Press, New York, London: 117-145.
- RABE, R. & WIEGEL, H. 1985: Widerbesiedlung des Ruhrgebietes durch Flechten zeigt Verbesserung der Luftqualität an. *Staub Reinh. d. Luft* 45: 124-126.
- RACE, H.L., HERRMANN R.G. & MARTIN, W. 1999: Why have organelles retained genomes? *Trends in Genetics*. Vol 15 (9): 364-370.
- RAMBOLD, G., FRIEDL, T. & BECK, A. 1998: Photobionts in lichens. Possible indicators of phylogenetic relationships? *Bryologist* 101: 392-397.
- RAYNER, A.D.M., GRIFFITH, G.S. & AINSWORTH, A.M. 1994a: Mycelial interconnectedness. - In: *The growing fungus*. Gow, N.A.R. & Gadd, G.M. (eds). Chapman & Hall, London: 21-40.
- RAYNER, A.D.M., GRIFFITH, G.S. & WILDMAN, H.G. 1994b: Differential insulation and the generation of mycelial patterns. - In: *Shape and form in plants and fungi*. Ingram, D.S. & Hudson, A. (eds). Academic Press, London: 291-310.
- REMMER, S.B., AHMADJIAN, V. & LIVDAHL, T.P. 1986: Effects of IAA (indol-3-acetic acid) and kinetin (6-furfuryl-amino-purine) on the synthetic lichen *Cladonia cristatella* and its isolated symbionts. *Lichen Physiology and Biochemistry* 1: 1-25.
- RENNER, B. & GALLOWAY, D.J. 1982: Phycosymbiodemes in *Pseudocyphellaria* in New Zealand. *Mycotaxon* 16 (1): 197-231.
- RICHTER, G. & LÖSCH, R. 1999: Flora und Vegetation des Fraunhofer Steinbruchs, Erkrath, Kreis Mettmann. *Jber. Naturwiss. Ver. Wuppertal* 52: 83-120.
- RIED, A. 1960: Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. I. Flechtazonierung an Bachufern und ihre Beziehung zur jährlichen Überflutungsdauer und zum Mikroklima. *Flora* 148: 616-638.
- ROGERS, R.W. 1977: Lichens of hot arid and semi-arid lands. In: Seaward, M.R.D. (ed.), *Lichen ecology*. Academic press: 228.
- ROMEIKE, J., FRIEDL, T., HELMS, G. & OTT, S. 2002: Genetic Diversity of Algal and Fungal Partners in Four Species of *Umbilicaria* (Lichenized Ascomycetes) Along a Transect of the Antarctic Peninsula. *Molecular Biology of Evolution* 19(8): 1209-1217.
- RUDAWSKA, M. 1982: Effect of various organic sources of nitrogen on the growth of mycelium and content of auxin and cytokinin in cultures of some mycorrhizal fungi. *Acta Physiology of Plant*. 4: 11-20.
- RUNDEL, P. W. 1988: Water relations. In: Galun, M. (ed.), *Handbook of lichenology*. CRC press.
- RUPP, L.A., DE VRIES, H.E. & MUDGE, K.W. 1989A: Effect of aminocyclopropane carboxylic acid and aminoethoxyvinylglycine on ethylene production by ectomycorrhizal fungi. *Acta Physiology of Plant*. 4: 11-20.

- RUPP, L.A., MUDGE, K.W. & NEGM, F.B. 1989B: Involvement of ethylene in ectomycorrhiza formation and dichotomous branching of roots of mugo pine seedlings. *Canadian Journal of Botany* 67: 483-485.
- SANCHO, L.G., PINTADO, A., VALLADARES, F., SCHROETER, B. & SCHLENSOG, M. 1997: Photosynthetic performance of cosmopolitan lichens in the maritime Antarctic. In *New species and novel aspects in ecology and physiology of lichens*. Kappen, L. (ed) In honour of O.L. Lange. *Bibliotheca Lichenologica* 67: 197-210.
- SANCHO, L.G., SCHROETER, B. & VALLADARES, F. 1998: *Umbilicaria kappeni* (Umbilicariaceae) a new lichen species from Antarctica with multiple mechanisms for the simultaneous dispersal of both bionts. *Nova Hedwigia* 67(3-4): 279-288.
- SANTESSON, R. 1967: On taxonomical and biological relations between lichens and non-lichenized fungi. *Botaniska Notiser* 120: 497-498.
- SCHIELEIT, P. 1997: *Phytohormone in der Flechtensymbiose unter besonderer Berücksichtigung des Ethylens*. Inaugural-Dissertation. Universität Düsseldorf. Germany.
- SCHIELEIT, P. & OTT, S. 1996: Ethylen production and 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid content of lichen bionts. *Symbiosis* 21: 223-231.
- SCHIMAN, H. 1957: Beiträge zur Lebensgeschichte homoeomerer und heteromerer Cyanophyceen-Flechten. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 104: 409-453.
- SCHIEDEGGER, C. 1995: Early development of transplanted isidioid soredia of *Lobaria pulmonaria* in an endangered population. In: *Lichenologist* 27: 361-374.
- SCHÖLLER, H. 1991: Flechtenverbreitung und Klima. Vegetationsökologische Untersuchungen zur Rolle der Flechten in naturnahen Traubeneichenwäldern des Taunus. *Bibliotheca Lichenologica* 42: 1-250.
- SCHÖLLER, H. 1992: Flechtenkartierung im Taunus und seinen Nachbarregionen Rhein-Main-Tiefland, Mittelrhein, Lahntal und Wetterau. *Hess. Flor. Br.* 41: 49-71.
- SCHÖLLER, H. & JAHNS, H.M. 1992: Mikroklima und Flechtenzonierung in einem kleinräumigen Areal. *Herzogia* 9: 19-44.
- SCHROETER, B., GREEN, T.G.A., KAPPEN, L. & SEPPELT, R.D. (1994): CO<sub>2</sub> exchange at subzero temperatures. Field measurements on *Umbilicaria aprina* in Antarctica. *Cryptogamic Botany* 4 (2): 233-241.
- SCHUSTER, G. 1985: Die Jugendentwicklung von Flechten - ein Indikator für Klimabedingungen und Umweltbelastung. *Bibliotheca Lichenologica* 20: 1-206.
- SCHUSTER, G., HEROLD, K. & JAHNS, H.M. 1982: Mikroklimatische Messungen an Flechtenstandorten. *Neue Messapparaturen*. *Herzogia* 6: 183-200.
- SCHUSTER, G., OTT, S. & JAHNS, H.M. 1985: Artificial cultures of lichens in the natural environment. *Lichenologist* 17: 247-253.
- SEAWARD, M.R.D. & LETROUIT-GALINO 1991: Lichen recolonization of trees in the Jardin du Luxembourg, Paris. *Lichenologist* 23: 181-186.
- SERNANDER, R. 1926: *Stockholms Natur*. Uppsala und Stockholm.
- SMITH, D.C. 1975: *Symbiosis and the biology of lichenized fungi*. Symposia Soc. Exper. Biol. University Press, Cambridge. 29: 373-405.
- SMITH, RIL 1990: Plant community dynamics in Wilkes Land, Antarctica. *Process NIPR Symposium*. *Polar Biology* 3: 229-244.
- SOJO, F., VALLADARES, F. & SANCHO, G.L. 1996: Structural and physiological plasticity enables the lichen *Catillaria corymbosa* to colonize different microhabitats in maritime Antarctica. *Bryologist* 100(2): 171-179.
- SONESSON, M., SCHIPPERGES, B. & CARLSSON B. 1992: Seasonal patterns of photosynthesis in alpine and subalpine populations of the lichen *Nephroma arcticum*. *Oikos* 65, 3-12
- STEINER, M. 1965: Wachstums- und Entwicklungsphysiologie der Flechten. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie* XV/1: 758-801.
- STENROOS, S & DE PRIEST, P.T. 1998: Small insertions at a shared position in the SSU rDNA of Lecanorales (lichen-forming Ascomycetes). *Current Genetics* 33:124-130.
- STRINGER, P.W. & STRINGER, M.H.L. 1974: Air pollution and the distribution of epiphytic lichens and bryophytes in Winnipeg, Manitoba. *The Bryologist* 77: 405-426.
- STRZELCZYK, E., POKOJSKA, A. & KAMPERT, M. 1993: The effect of pH on production of plant

- growth regulators by mycorrhizal fungi. *Symbiosis* 14: 201-215.
- THIELE, A. 1974: Luftverunreinigung und Stadtklima im Großraum München – insbesondere in ihren Auswirkungen auf epixyle Testflechten. *Bonner Geographische Abhandlungen* 49.
- TRINCI, A.P.J. 1984: Regulation of hyphal branching and hyphal orientation. In: *The Ecology and Physiology of the Fungal Mycelium*. Eighth Symposium of the British Mycological Society. Jennings, D.H. & Rayner, A.D.M. (eds). Cambridge University Press, Cambridge: 23- 52.
- TSCHERMARK-WOESS, E. 1941: Untersuchungen über die Beziehung von Pilz und Alge im Flechtenthallus. *Österreichische botanische Zeitschrift* 90: 233-307.
- TSCHERMARK-WOESS, E. 1988: The algal partner. In: *CRC Handbook of Lichenology Volume I*. Galun, M. (ed.). Boca Raton, Florida, CRC Press, 95-143.
- TÜRK, R., WIRTH, V. & LANGE, O.L. 1974: CO<sub>2</sub>-Gaswechsel-Untersuchungen zur SO<sub>2</sub>-Resistenz von Flechten. *Oecologica* 15: 33-65.
- VIERHEILIG, H., ALT, M., MOHR, U., BOLLER, T. & WIEMKEN, A. 1994: Ethylene biosynthesis and activities of chitinase and  $\beta$ -1,3-glucanase in roots of host and non-hosts plants of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi after inoculation with *Glomus mosseae*. *Journal of Plant Physiology* 143: 337-343.
- WETMORE, C.M. 1960: A new species of *Nephroma* from North America. *Bryologist* 83: 243-247.
- WESTHOFF, V., SCHAMINEE, J. & SYKORA, K.V. 1983: Aufzeichnungen zur Vegetation der schwedischen Inseln Oeland, Gotland und Stora Karlsö. *Tuexenia* N.S.3: 179-197.
- WIRTH, V. 1968: Soziologie, Standortsökologie und Areal des *Lobarion pulmonariae* im Südschwarzwald. In: *Botanisches Jahrbuch* 88: 317-365.
- WIRTH, V. 1972: Die Silikatflechten-Gemeinschaften im außeralpinen Zentraleuropa. *Dissertationes Botanicae* 17: 1-306.
- WIRTH, V. 1976: Veränderungen der Flechtenflora und Flechtenvegetation in der Bundesrepublik Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* 10: 177-202.
- WIRTH, V. 1980: *Flechtenflora*, Stuttgart.
- WIRTH, V. 1987: *Die Flechten Baden-Württembergs*. Verbreitungsatlas. Stuttgart 1-528.
- WIRTH, V. 1988: Phytosociological approaches to air pollution monitoring with lichens. *Bibliotheca Lichenologica* 30: 91-108.
- WIRTH, V. & OBERHOLLENZER, H. 1991: Epiphytische Flechten. Einsatz als Reaktionsindikatoren im passiven Monitoring bei der Erstellung des Immissionswirkungskatasters Baden-Württemberg. Beiheft Veröffentlichungen zum Naturschutz & Landschaftspflege. Baden-Württemberg 64: 164-173.
- YAMAMOTO, Y., KINOSHITA, Y., KUROKAWA, T., YOSHIMURA, I., AHMADJIAN, V. & YAMADA, Y. 1995: Cell growth and pigment production in suspension cultures of a mycobiont isolated from the lichen *Cladonia cristatella*. *Canadian Journal of Botany* 73: 590-594.
- ZOOK, D. 1999: Organisms living inside others. The symbiotic wonders. In: Seckbach, J. (ed.): *Enigmatic Microorganisms and Life in Extreme Environments*, Vol. 1: 575–584.

## Probenentnahme der Kulturen auf Gotland

### Primärversuche (GP)

Kulturzeit: März 1998 – April 1999

Probenentnahme	Datum
GP 1	September 1998
GP 2	April 1999

### Interaktionsversuche (GFI)

Frühjahrskulturen: April 1999 – November 2001

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
GFI 1	Oktober 1999	6 Monate
GFI 2	April 2000	1 Jahr
GFI 3	Oktober 2000	1 ½ Jahre
GFI 4	Mai 2001	2 Jahre
GFI 5	November 2001	2 ½ Jahre

### Interaktionsversuche (GHI)

Herbstkulturen: September 1999 – November 2001

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
GHI 1	April 2000	6 Monate
GHI 2	Oktober 2000	1 Jahr
GHI 3	Mai 2001	1 ½ Jahre
GHI 4	November 2001	2 Jahre

## Probenentnahme im der Kulturen im Neandertal

### Primärversuche (NP)

Frühjahrskulturen: April 1998 – Mai 1999

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
NP 1	Mai.1998	2 Wochen
NP 2	Juni 1998	6 Wochen
NP 3	Juli 1998	10 Wochen
NP 4	August 1998	14 Wochen
NP 5	September 1998	18 Wochen
NP 6	September 1998	21 Wochen
NP 7	Oktober 1998	6,2 Monate
NP 8	November 1998	7,2 Monate
NP 9	Januar 1999	ca. 9 Monate
NP 10	März 1999	ca. 11 Monate
NP 12	Mai 99	ca. 13 Monate

### Primärversuche (NHP)

Herbstkulturen: November 1998 – Mai 1999

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
NHP 1	Dezember 1998	2 Wochen
NHP 2	Januar 1999	6 Wochen
NHP 3	März 1999	14 Wochen
NHP 4	Mai 1999	ca. 6 Monate
NHP 5	August 1999	Ca. 9 Monate
NHP 6	November 1999	Ca. 11 Monate

### Interaktionsversuche (NFI)

Frühjahrskulturen: Mai 1999 – Mai 2001

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
NFI 1	August1999	14Wochen
NFI 2	November1999	26 Wochen
NFI 3	März 2000	Ca. 11 Monate
NFI 4	Juni 2000	Ca. 14 Monate
NFI 5	September 2000	Ca. 17 Monate
NFI 6	Mai 2001	2 Jahre

### Interaktionsversuche (NHI)

Herbstkulturen November 1999 – Mai 2001

Probenentnahme	Datum	Kulturzeit
NHI 1	März 2000	Ca. 14Wochen
NHI 2	Juni 2000	Ca. 4 ½ Monate
NHI 3	September 2000	Ca. 7 Monate
NHI 4	Mai 2001	Ca. 14 Monate

## Probenentnahme der Laborkulturen

### Primärversuche (LP)

Kulturzeit: **Juni 1998 – August 1999**

<b>Probenentnahme</b>	<b>Datum</b>	<b>Kulturzeit</b>
LP 1	Juni 1998	2 Wochen
LP 2	Juli 1998	6 Wochen
LP 3	August 1998	10 Wochen
LP 4	September 1998	14 Wochen
LP 5	Oktober 1998	18 Wochen
LP 6	November 1998	22 Wochen
LP 7	Dezember 1998	26 Wochen
LP 8	Januar 1999	7 1/2 Monate
LP 9	Februar 1999	ca. 8 Monate
LP 10	März 1999	ca. 9 Monate
LP 12	August 99	ca. 14 Monate

### Interaktionsversuche (LI)

Kulturzeit: **August 1999 – Mai 2001**

<b>Probenentnahme</b>	<b>Datum</b>	<b>Kulturzeit</b>
LI 1	November 1999	8 Wochen
NFI 2	März 2000	Ca. 5 Monate
NFI 3	Juni 2000	Ca. 8 Monate
NFI 4	Januar 2000	Ca. 12 Monate
NFI 5	Mai 2001	Ca. 17 Monate
NFI 6		2 Jahre