

Untersuchung zur Diversität von Epiphyten unter Lokalbedingungen des Südschwarzwaldes

Gregor KOCHANIEWICZ & Volkmar WIRTH

Zusammenfassung: KOCHANIEWICZ, G. & WIRTH, V. 2006. Untersuchung zur Diversität von Epiphyten unter Lokalbedingungen des Südschwarzwaldes. – *Herzogia* 19: 215–227.

Flechten- und Moosarten reagieren auf feine kleinklimatische Unterschiede, so dass sich auch geringe Klimagradienten in der Artenzusammensetzung widerspiegeln. In der vorliegenden Arbeit wurde das Verhalten der Epiphyten gegenüber ausgewählten, gut beschreibbaren Umweltfaktoren in Waldbeständen im Südschwarzwald analysiert.

Es wurde untersucht, wie die Epiphytenflora und -vegetation entwickelt ist in Abhängigkeit von:

1. dem Baumsubstrat, und zwar den drei wichtigsten den Bergmischwald aufbauenden Arten Buche (*Fagus sylvatica*), Fichte (*Picea abies*) und Tanne (*Abies alba*)
2. der Wuchshöhe am Stamm
3. der Lage des Vorkommens am Talhang
4. der Hangexposition auf einander gegenüberliegende Hängen.

Für die Analysen wurden Artenzahlen und Deckungswerte der Arten pro Aufnahme­fläche verwendet. Die Daten wurden statistisch aufbereitet, getestet und graphisch dargestellt.

Am artenreichsten und mit höchster Deckung sind die Epiphyten auf Buche entwickelt, gefolgt von Tanne und Fichte. Am Stamm nimmt die Zahl der epiphytischen Arten von der Stammbasis nach oben zu, während die Deckung abnimmt. Ähnlich wie an einem Stamm verhalten sich die Epiphyten an einem Hang; auch hier nehmen die Artenzahlen vom Hangfuß zum Oberhang zu, die Deckungswerte ab. Das Verhalten der Arten entlang der Gradienten am Stamm und am Hang wird mit der Ab- bzw. Zunahme der Strahlungsintensität der Sonne, der Luftzirkulation und den damit verbundenen Unterschieden von Luft- und Substratfeuchtigkeit erklärt. Am Nordhang (Mittelhang) sind sowohl die Artenzahlen als auch die Deckungswerte größer als am Südhang. Dies wird mit der unterschiedlichen Einstrahlung auf die Flächen erklärt.

Abstract: KOCHANIEWICZ, G. & WIRTH, V. 2006. Study of epiphyte diversity under local conditions in the southern Black Forest. – *Herzogia* 19: 215–227.

Epiphytic lichen and moss species react to minute microclimatic differences, so that even slight climatic gradients are reflected in the species composition. This study analyses the response of epiphytes to selected, readily describable environmental factors in mixed montane forests in the southern Black Forest.

The reaction of the epiphytic flora to the following was investigated:

1. the substrate differences between the most important mixed montane forest-forming tree species, namely beech (*Fagus sylvatica*), spruce (*Picea abies*) and fir (*Abies alba*);
2. the position on the stem (height above ground);
3. the position of the phorophyte along the climatic gradient from the lower to the upper part of a slope;
4. different exposition of the forests on opposite north and south facing slopes.

Species numbers and coverage per sample plot provided the basis for the analysis. The data were prepared, statistically tested and presented graphically. The epiphyte flora in the mixed montane forests exhibits a higher species diversity and coverage on beech than on fir, and higher species number and coverage on fir than on spruce. On stems the number of epiphytic species grows from the bottom upwards whereas coverage diminishes. A similar situation was observed on the north facing slope. At the bottom of the slope fewer species and a higher coverage are found than is the case at the upper reaches. The behaviour of the species along the stem and slope gradients is explained by the increase or decrease of solar irradiation, air circulation and the resultant differences in air humidity and substrate moisture. On the north facing mid-slope both species number and coverage are higher than on the south facing mid-slope. The intensity

of solar radiation on south facing sites and the accompanying dryness are probably unfavourable to many species common to the north facing slope.

Key words: Biodiversity, lichens, bryophytes, montane forests, statistical analysis, Germany.

1 Einleitung

Moose und Flechten sind sehr unterschiedliche Organismen. Dennoch verbinden sie einige Gemeinsamkeiten. Beiden (bei den Moosen zwar nicht generell) fehlt die für Gefäßpflanzen so typische, schützende Kutikula, eine der Ursachen dafür, dass Flechten und Moose ihren Wasserhaushalt nicht kontrollieren können und Luftschadstoffen ungeschützt ausgesetzt sind. Die fehlende Regulation des Wasserhaushaltes ist mit einem bei Trockenheit normalerweise schadlosen Austrocknen und Übergehen in einen stoffwechsellinaktiven Zustand verbunden. Bei Wiederbefeuchtung folgt eine Wiederaufnahme der Stoffwechsellätigkeit. Diese Konstitution hat – gegenüber den Blütenpflanzen – ökologische Vor- und Nachteile. Einerseits ermöglicht sie Flechten und Moosen, klimatisch ungünstige Perioden zu überstehen und Standorte zu besiedeln, die nur sporadisch Feuchtigkeit zufuhr gewährleisten. Andererseits wachsen diese Organismen langsam und sind dadurch konkurrenzschwach (WIRTH et al. 1999).

Unter diesen ökophysiologischen Gegebenheiten ist die Rinde von Baumstämmen und Ästen für Moose und Flechten ein sehr günstiger Standort. Die Substratverhältnisse ändern sich nur sehr langsam, und das geringe Wachstum der Epiphyten wirkt sich nicht nachteilig aus, da zumindest in gemäßigtem Klima keine Konkurrenz von schnellwüchsigen epiphytischen Blütenpflanzen droht. Auf junger glatter Rinde treten Pionierarten auf, die mit zunehmendem Alter des Trägerbaumes und den damit verbundenen Änderungen der Struktur und Chemie der Borke von anderen Arten abgelöst werden. In Abhängigkeit von den chemisch-physikalischen Eigenschaften des jeweiligen Rindensubstrates tragen verschiedene Baumarten mehr oder weniger unterschiedliche Arten; dieselben Arten wachsen auf verschiedenen Baumarten unterschiedlich gut. Ferner wird die Moos- und Flechtenvegetation der Bäume maßgeblich von Licht, Temperatur, Luftzirkulation und Wasserhaushalt des Standortes beeinflusst.

In diesem Artikel wird der Einfluss einiger Faktoren auf die Epiphyten in Wäldern des Südschwarzwaldes beschrieben. Mit statistischen Methoden werden Wirkungen von Substrat und Mesoklima auf Flechten und Moose ermittelt.

2 Untersuchungsgebiet, Baumarten und Klima

2.1 Untersuchungsgebiet und Baumarten

Für die Untersuchung wurden forstlich bewirtschaftete Bestände, in ihrer Mehrheit Bergmischwald-Bestände, im Südschwarzwald bei Gersbach, Todtmoos, St. Blasien, Häusern und am Schluchsee ausgewählt. Die Aufnahme der Epiphyten wurde auf die drei wichtigsten Baumarten dieses Waldtyps, Fichte, Tanne und Buche, beschränkt.

2.2 Klimatische Daten

Das Großklima der Untersuchungsstandorte (Tab. 1) ähnelt sich in allen Klimadaten außer in den Niederschlagshöhen. Diese nehmen von Westen (Gersbach) nach Osten (Schluchsee) ab (Luv-Lee-Situation).

Tab. 1: Klimatische Daten der Untersuchungsstandorte (PARLOW 1996).

Bestände in	Höhe über dem Meeresspiegel (m)	Temp. Jahresmittel (°C)	Temp. Monatsmittel Januar (°C)	Temp. Mittlere Jahreschwank. (°C)	Trübe Tage (Zahl)	Niederschlag Jahreshöhe (mm)
Gersbach	956	6	-2	14	105	2100
Todtmoos	965	6	-2	14	115	2100
St. Blasien	886	5	-2	14	115	1800
Häusern	921	6	-1	14	115	1620
Schluchsee Alte Tanne	1011	5	-2	14	115	1620
Schluchsee Blasiwald	983	6	-2	14	115	1500

3 Fragestellung

BARKMAN (1958) hat die Einflussfaktoren, denen Epiphyten unterliegen, in drei Gruppen aufgeteilt:

- Umweltfaktoren des Lebensraums des Baumes
- Eigenschaften des Trägerbaumes
- Position auf dem Baum

Der erste dieser Faktorenkomplexe beinhaltet im Wesentlichen die klimatischen Einflüsse, aber auch anthropogene, so die Einwirkung des Menschen auf die Umwelt über die Gestaltung der Landschaft, aber auch über immissionsökologische Faktoren. Der zweite bezieht sich auf die Substratbedingungen, die unter anderem von der Baumart und dem Alter des Baumes abhängen. Der dritte Faktor (Position am Baum) stellt nur scheinbar ein einfaches Kriterium dar, überschneidet sich aber inhaltlich mit den beiden erstgenannten Faktoren. So ist die Wuchshöhe eines Epiphyten am Baum gleichwohl Ergebnis der komplexen Interaktion von klimatischen (z. B. Feuchteintrag) und edaphischen (Substrat) Faktoren.

In diesem Artikel wird zum einen der Frage nachgegangen, welche Bedeutung die Baumart für den Artenreichtum und die Deckung der Epiphyten hat. Zum anderen wird untersucht, inwiefern die Wuchshöhe am Stamm das Artenspektrum beeinflusst und trotz der ihr zugrunde liegenden ökologischen Komplexität sie als Merkmal bzw. Standortcharakteristikum herangezogen werden kann. Dabei wird davon ausgegangen, dass sich die Bedingungen an einem Baum vom Stammfuß nach oben hin ändern. Basisnahe Partien am Stamm unterscheiden sich von Mittelstamm-Abschnitten in Oberflächenstruktur, Neigung und Mikroklima (OCHSNER 1928, KLEMENT 1955, BARKMAN 1958). Dies äußert sich in einer schon rein visuell unterschiedlichen Epiphytenvegetation.

In Rahmen dieser Untersuchung waren keine direkten Messungen von Klimadaten möglich. Die aus dem Reklip-Klima Atlas (PARLOW 1996) stammenden Daten sind nicht detailliert genug, um klimatische Unterschiede innerhalb der Untersuchungsstationen anzuzeigen. Es steht jedoch außer Zweifel, dass die klimatischen Bedingungen für die Epiphyten im Bereich eines Berghangs variieren und auch die Hangexposition die Epiphytenflora beeinflusst (BARKMAN 1958, GEIGER 1961, HOLST 2004). Daher wurden die Einflüsse des Mesoklimas auf die epiphytische Vegetation indirekt analysiert.

4 Methodik

4.1 Stratifizierung

Ein Großteil der untersuchten Bestände befindet sich im mittleren Bereich nordexponierter Hänge („Mittelhänge“). Zusätzlich wurden Bestände in Todtmoos auf einem jeweils nordexponierten Unterhang und Oberhang sowie auf einem südexponierten Mittelhang aufgenommen. Auf den nordexponierten Mittelhängen wurden Buchen, Fichten und Tannen, auf dem nordexponierten Unterhang und Oberhang sowie auf dem südexponierten Mittelhang nur Buchen in die Untersuchung einbezogen. Um Vergleichbarkeit zu gewährleisten, wurden einheitlich große Probeflächen eingerichtet (BEMMERLEIN-LUX & FISCHER 1992). In der Literatur werden für Flechtengesellschaften Aufnahme­flächengrößen zwischen 0,1 und 1 m² angegeben (MUELLER-DOMBOIS & ELLENBERG 1974). Für diese Untersuchung wurde die Aufnahme­flächengröße auf 400 cm² festgelegt. Berücksichtigt wurden Baumindividuen ab 10 cm Brusthöhdurchmesser (BHD). Dieser Wert stellt einen Kompromiss zwischen einer bereits aussagekräftigen Flächengröße und einem noch ausreichenden Durchmesser der Bäume dar.

Um rasch und ohne Aufwand eine große Zahl an Stichproben erheben zu können, wurde nur der Stammabschnitt, der ohne Hilfsmittel am stehenden Baum erreicht werden konnte, in die Untersuchung einbezogen. Dieser Stammbereich von 1,8 m Höhe wurde in drei gleich große Höhenabschnitte unterteilt.

4.2 Zufallsauswahl

In den Untersuchungs-Beständen wurden etwa 30 % der Baumindividuen mit Hilfe von Zufallszahlen ausgewählt. Für die Vegetationsaufnahmen an einem Baum wurden jeweils drei senkrecht übereinander liegende Teilflächen von je 400 cm² (13,3 × 30 cm) mit gleichem Abstand zueinander (30 cm) aufgenommen. Sie wurden als Block sowohl in der Höhe als auch rund um den Stamm zufällig platziert, so dass sie die Höhenbereiche 0 bis 60 cm, 60 bis 120 cm und 120 bis 180 cm sowie alle Himmelsrichtungen abdecken.

4.3 Relevante Parameter und Auswertungsmethoden

Für die Bestände wurden die Meereshöhe, die Hangneigung und die Hangexposition sowie die Horizontabschirmung (Horizontüberhöhung) zur Berechnung der Gesamtsonnenstrahlung¹ mit Hilfe des Programms „DACHRad“ (FISCHER 1996) aufgenommen. Ferner wurden Baumart und Brusthöhdurchmesser des Stammes sowie die Höhe der Aufnahme­fläche am Stamm registriert. Epiphytische Arten wurden identifiziert und deren Deckung anhand der Dezimalskala nach LONDO (1976) geschätzt. Die Daten wurden mit dem Programm Statistica 6.0 (STATSOFT 1984–2001) graphisch aufgearbeitet und mit Hilfe von t-Test oder der Korrelation nach Pearson (SACHS 1969, HARTUNG et al. 1986) getestet.

5 Auswertung und Ergebnisse

Insgesamt wurden Vegetationsaufnahmen an 854 Bäumen, davon 433 an Buchen, 250 an Fichten und 171 an Tannen durchgeführt. 87 Flechten- und 39 Moosarten wurden identifiziert. Auf Buche wurden 33 Moos- und 75 Flechtenarten, auf Tanne 14 Moos- und 49 Flechtenarten, auf Fichte 22 Moos- und 45 Flechtenarten gefunden.

¹ Die Gesamtsonnenstrahlung wird vom Jahresgang der Sonne, Meereshöhe, von der geografischen Breite, Exposition und Neigung der Fläche sowie von der Horizontabschirmung bestimmt. Die in einem Bestand letztlich ankommende Strahlung wird aber auch durch den Bewölkungsgrad und die Bestandesüberschirmung mitbestimmt. Diese die potenzielle Strahlung reduzierenden Parameter wurden nicht berücksichtigt.

5.1 Epiphytenvorkommen und Baumarten

Die Gesamtdeckung und die Zahl der epiphytischen Arten pro Teilaufnahmefläche wächst signifikant von Fichte über Tanne zu Buche (Abb. 1). Das Ergebnis zeigt, dass es sinnvoll ist, den gesamten Datensatz für weitere Analysen in kleinere Datensätze (Fichte, Tanne und Buche) zu unterteilen.

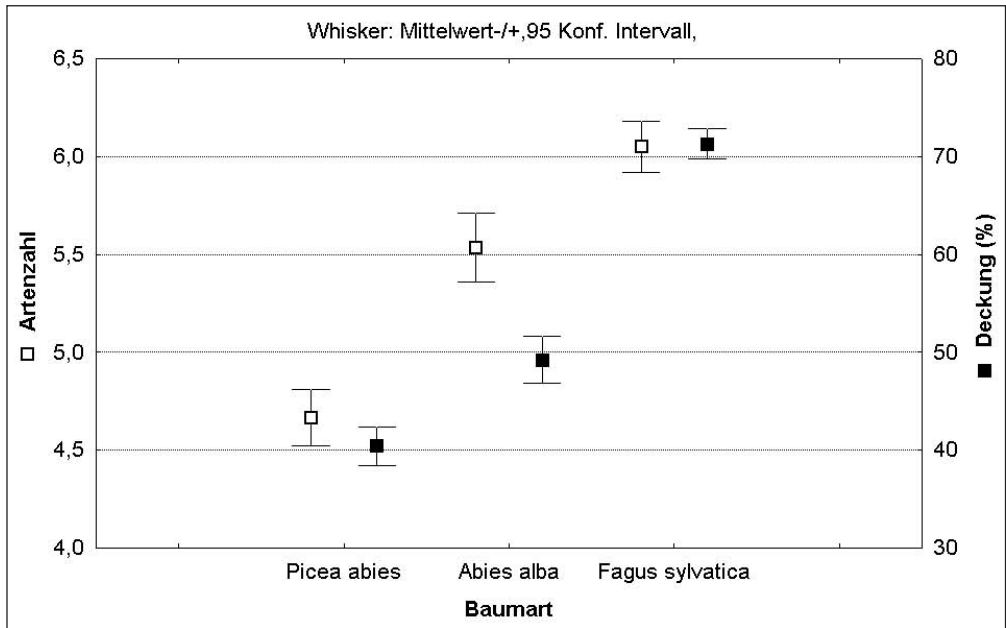


Abb. 1: Unterschiede in der Artenzahl und Deckung pro Teilaufnahmefläche auf Buchen, Tannen und Fichten. Der Unterschied wurde mit t-Test getestet und ist auf dem Niveau von 1 % hochsignifikant.

5.2 Epiphytenvorkommen in Bezug auf die Wuchshöhe über dem Boden

Da die drei Teilflächen am Baumstamm jeweils nur 30 cm voneinander entfernt vertikal übereinander positioniert sind, liegt der Verdacht nahe, dass sie stark miteinander (auto-)korrelieren. Autokorrelation bedeutet, dass nahe zueinander liegende Aufnahme­flächen ähnlicher sind als weiter voneinander entfernte (vgl. JONGMAN et al. 1995). In der vorliegenden Studie würde das heißen, dass insbesondere auf den unteren Teilaufnahmeflächen Arten zu finden sind, die dort nur deshalb vorkommen, weil sie auf den oberen Flächen vorhanden sind und sich mittels abfallender Diasporen nach unten ausbreiteten. Laut JONGMAN et al. (1995) beinhaltet eine räumliche Variation drei Komponenten:

1. einen Hauptumweltgradient (im vorliegenden Fall die Höhe über dem Boden)
2. eine räumliche Autokorrelation (Ausbreitung von Diasporen – „Diasporendruck“)
3. die Reststreuung (nicht erfasste/untersuchte Einflüsse)

Für diese Arbeit ist der Hauptgradient vom Stammfuß bis auf 180 cm Stammhöhe von Interesse. Dieser Hauptumweltgradient hängt stark mit der räumlichen Autokorrelation zusammen. Deshalb wurde zuerst die Stärke der räumlichen Autokorrelation zwischen den Teilflächen

untersucht. Als Kriterium wurde die Zahl der Arten auf benachbarten, gepaarten² Teilflächen am Stamm verwendet. Für die Analyse wurden Aufnahmen von 98 Buchen in Todtmoos am nordexponierten Mittelhang verwendet.

Die Hypothese, dass kein linearer Zusammenhang zwischen den Artenzahlen in den Aufnahme­flächen unterer, mittlerer und oberer Stammbereich besteht, kann verworfen werden. Bezogen auf die Artenzahlen bestehen auf dem Niveau von 1 %, hochsignifikante lineare Korrelationen zwischen den drei Stamm­bereichen. Die Artenzahlen in den oberen und den mittleren Teilaufnahmen­flächen sind stark miteinander korreliert ($r_{\text{Pearson}} = 0,617$). Die Bindung zwischen dem oberen bzw. mittleren Stammabschnitt und dem unteren Abschnitt ist viel schwächer ($r_{\text{Pearson}} = 0,383$ bzw. $0,348$).

Weiter wurde die Hypothese geprüft, dass sich die drei Stammabschnitte bezogen auf die Artenzahlen und Deckungen signifikant voneinander unterscheiden. Da die Aufnahme­flächen des oberen, mittleren und unteren Stammabschnitts bezogen auf die Artenzahl miteinander (auto-)korrelieren, wurde ein t-Test für abhängige, gepaarte Stichproben verwendet.

Die Artenzahlen nehmen auf Rotbuche vom unteren zum mittleren Stammabschnitt zu, um dann weiter nach oben leicht abzunehmen (Abb. 2). Dieser Trend, nach oben hin zunächst eine Zunahme und dann eine Abnahme der Artenzahlen, ist für die Rotbuche hoch signifikant (Tab. 2). Die artenreichsten Aufnahmen liegen im mittleren Stammabschnitt. Bei Tanne verläuft die Artenzahlkurve zwischen dem unteren und mittleren Stamm­bereichen ähnlich. Zwischen dem

² Gepaart bedeutet, dass Aufnahme­paare, d. h. obere mit mittleren, mittlere mit unteren und obere mit unteren Teilflächen auf jedem Stamm verglichen wurden.

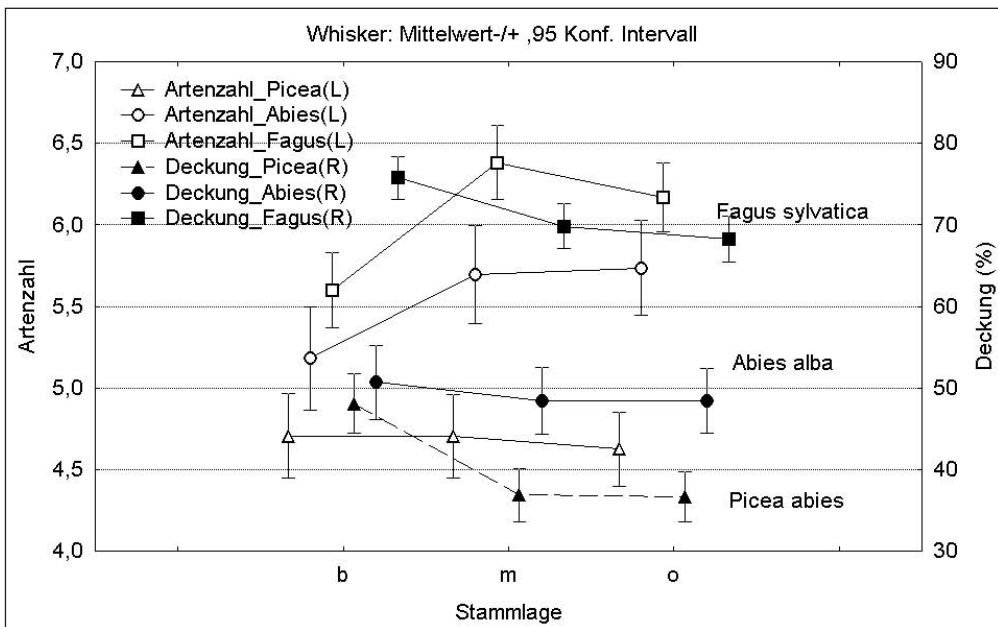


Abb. 2: Unterschied in Artenzahl und Deckung pro Stammabschnitt. B = unterer Stammabschnitt (Basis), m = mittlere Stammabschnitt, o = oberer Stammabschnitt.

mittleren und oberen Stammbereich nehmen, im Gegensatz zum abnehmenden Trend bei der Buche, die Artenzahlen leicht, aber nicht signifikant zu. Auf Fichte lässt sich kein klarer und statistisch signifikanter Trend in der Entwicklung der Artenzahlen vom unteren zum oberen Stammabschnitt feststellen.

Die Deckung der Epiphyten nimmt bei allen drei Baumarten vom unteren zum oberen Stammbereich hin ab (Abb. 2). Das Ergebnis ist allerdings nur für Buche und Fichte und nur zwischen den unteren und den beiden oberen Stammabschnitten signifikant (Tab. 2). Ein Unterschied zwischen den Aufnahmen des mittleren und oberen Stammabschnitts konnte nicht bestätigt werden.

Tab. 2: Ergebnisse von t-Test für gepaarte (abhängige) Stichproben, zwischen den Artenzahlen bzw. Deckungen der Epiphyten in den drei Stammabschnitten. ** = auf dem Niveau von 1 % signifikant, n.s. = nicht signifikant.

Baumart	Unterschied zw. unterem (b) und mittlerem (m) Bereich		Unterschied zw. unterem (b) und oberem (o) Bereich		Unterschied zw. mittleren (m) und oberem (o) Bereich	
	Artenzahl	Deckung	Artenzahl	Deckung	Artenzahl	Deckung
<i>Picea abies</i>	n.s.	**	n.s.	**	n.s.	n.s.
<i>Abies alba</i>	**	n.s.	**	n.s.	n.s.	n.s.
<i>Fagus sylvatica</i>	**	**	**	**	**	n.s.

5.3 Epiphytenvorkommen und Lage am Hang

Um das Verhalten bzw. die Verteilung der Epiphyten an einem Hang zu untersuchen, wurden Aufnahmen auf Buchen in Beständen auf dem nordexponierten Unter-, Mittel-, und Oberhang bei Todtmoos erfasst. Bezogen auf Artenzahl sowie auf Deckung der Arten sind die Ergebnisse noch deutlicher als bei der vorigen Analyse (Abb. 3). Von Unterhang zu Oberhang nimmt die Artenzahl zu und die Deckung der Epiphyten insgesamt ab. Die Analyse wurde separat für die drei Stammbereiche durchgeführt. Das Ergebnis ist für die meisten Stammbereiche hoch signifikant.

Tab. 3: Ergebnisse von t-Test für unabhängige Stichproben, zwischen der Artenzahl bzw. Deckung der Epiphyten pro Stammbereich in den drei Hanglagen. ** = auf dem Niveau von 1 % signifikant, * = auf dem Niveau von 5 % signifikant, n.s. = nicht signifikant.

Stammbereich	Unterschied zw. Unterhang (B) und Mittelhang (M)		Unterschied zw. Unterhang (B) und Oberhang (O)		Unterschied zw. Mittelhang (M) und Oberhang (O)	
	Artenzahl	Deckung	Artenzahl	Deckung	Artenzahl	Deckung
oberer Stammbereich	**	n.s.	**	**	n.s.	**
mittlerer Stammbereich	**	*	**	**	n.s.	**
unterer Stammbereich	**	*	**	**	*	**

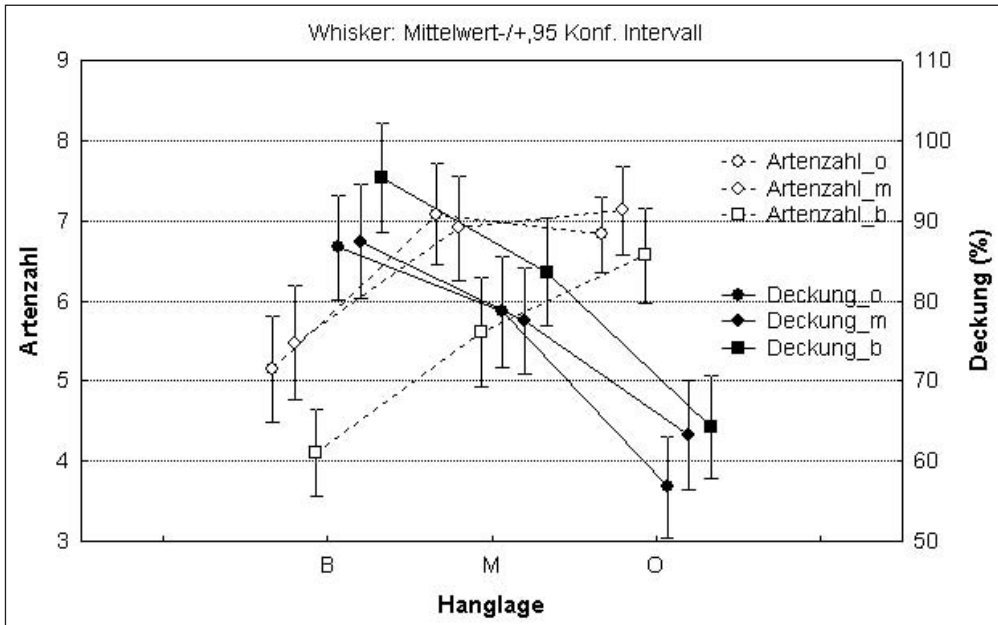


Abb. 3: Zusammenhang zwischen der Position am Hang und dem Vorkommen von Epiphyten. Untersucht wurden Aufnahmen auf Buchen in Nordhang-Beständen bei Todtmoos. B: Unterhang; M: Mittelhang; O: Oberhang. Weitere Abkürzungen und Symbole vgl. Abb. 2.

5.4 Epiphytenvorkommen und Hangexposition

In Todtmoos wurden Bestände auf einem nordexponierten Mittelhang mit einem südexponierten Mittelhang verglichen. Dazu wurden Epiphytenvorkommen auf zufällig ausgewählten Buchen erfasst.

Auf dem Nordhang erreichen sowohl Artenzahl als auch Deckung höhere Werte als auf dem Südhang (Abb. 4). Dies gilt für alle Teilflächen.

6 Diskussion

6.1 Phorophyten- und Stammhöhen-Spezifität

Die Auswertung in Bezug auf die Artenzahlen ergibt, dass die Artenmannigfaltigkeit von Buche über Tanne zu Fichte signifikant abnimmt. Dieses Ergebnis entspricht der bekannten Beobachtung, dass Laubbäume im allgemeinen artenreicher sind als Nadelbäume (OCHSNER 1928, BARKMAN 1958, KUUSINEN 1996) und die Tanne unter den Koniferen erheblich artenreicher als die Fichte ist (OCHSNER 1928, BARKMAN 1958). Die Ursache für dieses Phänomen ist sicherlich komplex. Bei der Artenarmut der Fichte spielt der extrem saure pH-Wert ebenso eine Rolle wie die Struktur der Borke (KUUSINEN 1996), die stark abschuppt und eine langzeitige Etablierung von langsamwüchsigen Flechten beinahe ausschließt. Die Borke der Tanne ist wesentlich stabiler; gleichwohl fallen gelegentlich Borkenplatten ab, während das Buchenperiderm ein sehr konservatives, dauerhaftes Substrat liefert (WIRTH et al. 1999), das auch hinsichtlich der pH-Verhältnisse günstig ist (BARKMAN 1958, WIRTH 1995). Auch wenn die Ergebnisse über die Beziehung Trägerbaum und Artenzahl die Regel (höhere Artenzahlen

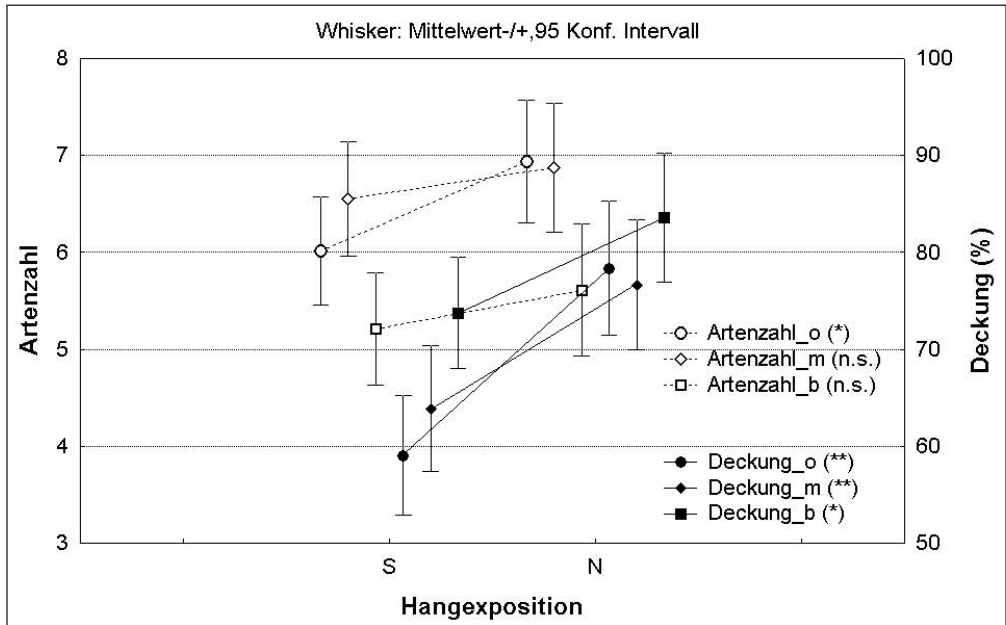


Abb. 4: Unterschied zwischen der Zahl und der Deckung der epiphytischen Arten und der Hangexposition in Todtmoos. Die Ergebnisse des t-Tests sind in der Grafik dargestellt. ** = auf dem Niveau von 1 % hoch signifikant, * = auf dem Niveau von 5 % signifikant, n.s. = nicht signifikant. Symbole vgl. Abb. 2.

bei Buche gegenüber Tanne und Fichte) bestätigt, muss darauf hingewiesen werden, dass insbesondere in hochmontanen, feuchten Lagen und in Bereichen natürlicher Fichtenvorkommen andere Verhältnisse vorliegen können, und die Fichte höhere Artenzahlen vorweisen kann als Tanne und Buche (persönl. Beobachtung, DIETRICH & SCHEIDEGGER 1996). Auch bezüglich der Deckung ergeben sich in den Untersuchungen von DIETRICH & SCHEIDEGGER (1996) im Schweizer Mittelland andere Verhältnisse als sie für den Südschwarzwald typisch sind. Danach erreicht die Fichte die gleichen Deckungswerte wie die Rotbuche, wohingegen Tanne etwas abfällt. An naturnahen, niederschlagsreichen Standorten der Fichte sind vermutlich günstigere Verhältnisse für Flechten gegeben als an den untersuchten Lokalitäten im Südschwarzwald, an denen die Fichte nicht ursprünglich vorkommt. An natürlichen Standorten kann als begünstigendes Element ein langzeitiges Gleichgewicht zwischen der Accessibility der Fichtenstandorte und einer an das Fichtensubstrat angepassten Flechtenflora angenommen werden.

Der deutliche floristische Unterschied der Flächen an der Stammbasis gegenüber den höher liegenden Flächen am Stamm einerseits und der geringe Unterschied zwischen den Flächen in mittleren- und oberen Stammbereichen (hohe Autokorrelation von $r_{\text{Pearson}} = 0,617$) andererseits belegen die stärkere ökologische Eigenständigkeit der Stammbasis gegenüber den Flächen in höheren Stammbereichen.

Die Stammbasis erhält durch die geringere Neigung der Flächen mehr Niederschlagswasser und durch die geringe Höhe über dem Boden mehr Spritzwasser zugeführt. Zusätzlich hat die Borke dieses Stammbereichs im Allgemeinen eine stärker strukturierte Oberfläche und eine höhere Porosität und damit eine stärkere Wasserhaltekapazität. So erscheinen hier Arten mit

anderer ökologischer Präferenz, z. B. vermehrt Boden und Totholz bewohnende *Cladonia*-Arten (OCHSNER 1928, KLEMENT 1955). Außerdem ist in der bodennahen Luftschicht im Allgemeinen die Luftfeuchte erhöht und die Lufttemperatur ausgeglichener als in den höheren Luftschichten (ELLENBERG 1996, ASCHAN & LÖSCH 2000, HOLST 2004). OCHSNER (1933) fand bei Evaporationsmessungen, dass die Verdunstung im Bereich eines Baumstammes mit der Höhe über dem Erdboden zunimmt. Mit diesen günstigeren Feuchtebedingungen, aber auch mit der besseren Haftung der Thalli auf der rauen Rinde kann die höhere Deckung an der Stammbasis aller drei Baumarten zusammenhängen. Bei Tanne und Buche, den im Vergleich zu Fichte artenreicheren Trägerbäumen, ist die Stammbasis trotz der hohen Deckung durch die Epiphyten die artenärmste der drei Flächen. Dies kann so interpretiert werden, dass die an der Basis siedelnden Arten relativ konkurrenzkräftig sind. Bei Fichte sind die Unterschiede zwischen den Artenzahlen der drei Flächen nur gering. Die wesentlich höhere Deckung der Flechten an der Basis der Fichte als in den oberen Stammbereichen weist auf ungünstige Verhältnisse im Stammbereich hin; dabei kann stärkeres Abschuppen im Stammbereich eine Rolle spielen.

Auch die winterliche Schneedecke beeinflusst die Feuchtigkeitsverhältnisse im Stamm-Gradienten und kann damit eine wichtige Stellgröße in Bezug auf Artenzahl und Dominanz der Epiphyten darstellen.

6.2 Hanglagen-Spezifität

Um die Abhängigkeit des Epiphytenbewuchses von der Hanglage zu untersuchen, wurde der Nordhang in Todtmoos herangezogen, weil er fast einheitlich von unten nach oben bewaldet ist. Der Höhenunterschied vom Hangfuß bis zur Hangoberkante beträgt ca. 300 m. Ausgang der Untersuchung war die Annahme, dass ähnlich wie am Stamm die Luft- und Substratfeuchtigkeit an einem solchen Hang von unten nach oben abnimmt (MAYER 2004) und dass sich diese mesoklimatischen Unterschiede in der Artenzahl und Deckung des Epiphytenbewuchses widerspiegeln. Der angenommene Klimagradient hängt weniger mit den Niederschlägen zusammen, weil der Niederschlag mit der Meereshöhe gewöhnlich zunimmt und es somit im oberen Hangbereich mehr regnet als am Hangfuß. Vielmehr findet er in der Luftzirkulation und der Sonneneinstrahlung seine Erklärung. Auf 1 m² Bestandesfläche kommen bezüglich der Einstrahlung durchschnittlich am Oberhang 3185³ kcal, am Mittelhang 2207 kcal und am Unterhang nur noch 1960 kcal pro Jahr an; dies ist hauptsächlich durch die größere Horizontabschirmung am Unterhang bedingt. Diese Strahlungsunterschiede sind in Verbindung mit der stärkeren Luftzirkulation am Oberhang im Vergleich zum Unterhang für die Bildung von feuchten und kühlen Luftmassen im Tal und die extremen Feuchte- und Temperaturschwankungen am Oberhang verantwortlich. Dieser Gradient an einem Hang ist mit dem an einem Stamm vergleichbar. Entsprechend entwickelt sich am Unterhang bzw. an der Stammbasis eine Epiphytenvegetation, die von wenigen dominanten Arten aufgebaut wird und zugleich eine hohe Deckung erreicht, während am Oberhang bzw. im oberen Stammbereich höhere Artenzahlen, aber geringere Deckungswerte erreicht werden. Bezüglich der Klimaverhältnisse am Hang muss allerdings einschränkend gesagt werden, dass nicht immer ein gleichsinniger Gradient vorliegen muss, sondern der Mittelhang wärmer als der Oberhang und der Hangfuß sein kann, wie GEIGER (1961) darlegt.

³ Die Gesamtstrahlung wurde mit dem Programm DACHRad von Fischer berechnet. Die Menge der Strahlung bezieht sich auf die Bodenfläche ohne Bestand.

Es ist ein allgemein bekanntes Phänomen, dass sich das Klima von Nord- und Südhang erheblich unterscheidet. Den Flechtenfloristen ist vertraut, dass die Epiphytenflora auf diese mesoklimatischen Unterschiede reagiert und sich die Arten entsprechend dem Feuchte- und Lichtgefälle „einordnen“. In der vorliegenden Studie wurde erwartet, dass sich Artenzahl und Deckung der Epiphyten von Nordhang und Südhang in ähnlicher Weise unterscheiden wie an Hangfuß und Oberhang bzw. Baumbasis und Mittelstamm. Der Südhang ist wegen der höheren Einstrahlung wärmer als der Nordhang, entsprechend sind Luft- und Substratfeuchtigkeit auf dem Südhang niedriger als auf dem Nordhang. Am Hang wie auch am Stamm nimmt nach oben hin die Zahl der Arten zu und die Gesamtdeckung der Arten ab (Abb. 2 und 3). Vom Nordhang zum Südhang nimmt jedoch nicht nur die Deckung ab, sondern auch die Artenzahl (Abb. 4). Die beiden untersuchten Hänge liegen einander gegenüber in einem Tal, das sich von Osten nach Westen erstreckt. Bei der Annahme, dass die Winde vorwiegend aus westlicher und südwestlicher Richtung wehen (WINDROSENKARTE 2000) und sich auch Winde aus anderer Richtung der Talform anpassen, dürfte der Einfluss der Windrichtung auf die Ökosysteme eher von geringerer Bedeutung sein, zumindest noch im Bereich der Mittelhänge, auf deren Bestände sich die Untersuchung der Frage nach dem Einfluss der Exposition auf das Vorkommen der Arten beschränkte. Der Unterschied in der Epiphytenvegetation von Süd- und Nordhang bezüglich Artenzahl und Deckung lässt sich somit wohl am besten mit der Einstrahlung erklären. Die Summe der Strahlung, die durchschnittlich die Flächen der Südhangbestände erreicht, beträgt 6274 Kcal pro m² und Jahr, während die Bestände auf dem Nordhang im Durchschnitt nur 2207 Kcal pro m² und Jahr erreichen. Zwar sind diese Werte aufgrund der unterschiedlichen Horizontabschirmung von Tal zu Tal nur Anhaltspunkte, doch steht außer Frage, dass auf dem Südhang zumindest im Sommer ein wärmeres und vor allem trockeneres Klima als auf dem Nordhang herrscht (LUNDEGÄRDH 1957, HOLST 2004, MAYER 2004). Zudem ist mit der höheren Einstrahlung am Südhang auch eine entsprechend höhere Ausstrahlung verknüpft, so dass das Klima deutlich größeren Schwankungen unterworfen ist. Untersuchungen auf der Schwäbischen Alb (MAYER 2004) haben gezeigt, dass das Klima auf dem Südhang im Winter aufgrund stärkerer Erwärmung und folgender stärkerer Abkühlung viel extremer als auf dem Nordhang ist. Dies beeinflusst unter anderem auch die für die Epiphyten wichtige Feuchtigkeit.

Es erhebt sich die Frage, wie weit die hier statistisch auf lokaler Ebene festgestellten Trends in der Literatur Bestätigung finden. Was den standortabhängigen (Hang, Baumstamm) Deckungsgrad der Epiphytenvegetation angeht, wurden keine Hinweise gefunden, ebenso wenig bezüglich der Veränderung der Artenzahl in Abhängigkeit von der Position am Hang oder Baum, während sich mit der Expositionsabhängigkeit der Vegetation am Baumstamm zahlreiche Arbeiten befassen, allerdings nur selten in Bezug auf Waldbäume (BARKMAN 1958, SJÖGREN 1961, PFEFFERKORN 1996). Die hier beschriebenen Trends von Artenzahlen und Deckung ergeben sich aus der Summe der Daten für die einzelnen Arten. Es ist von Interesse zu überprüfen, wie weit die für die jeweiligen Arten festgestellten Trends bzw. Schwerpunkte mit der ökologischen Charakterisierung der Arten in der Literatur übereinstimmen. Dieser Aspekt wird in einer zweiten Arbeit behandelt.

Dank

Herrn Martin Heklau (Stuttgart) sei für die dünnschichtchromatographischen Analysen von *Lepraria*-Arten und Prof. Dr. Klaus Kalb (Neumarkt) von weiteren unklaren Belegen gedankt. Ferner danken wir Herrn David Butler Manning (Freiburg) für die Übersetzung der Zusammenfassung und den Gutachtern dieses Artikels für ihre hilfreichen Anmerkungen.

Literatur

- ASCHAN, G. & LÖSCH, R. 2000. Das Bestandsklima niederbergischer Buchenwälder. – Jahresber. Naturwiss. Vereins Wuppertal **53**: 89–111.
- BARKMAN, J. J. 1958. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – Assen: Van Gorcum & Comp.
- BEMMERLEIN-LUX, F. A. & FISCHER, H. S. 1992. Multivariate Methoden in der Ökologie. – Nürnberg: Unveröff. Skript, IFANOS.
- DIETRICH, M. & SCHEIDEGGER, C. 1996. Diversität und Zeigerwerte von epiphytischen Flechten der häufigsten Baumarten. Ein methodischer Ansatz zur Beurteilung von Umweltveränderungen im Wald und im Freiland. – Bot. Helv. **106**: 85–102.
- ELLENBERG, H. 1996. Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. – Stuttgart: Ulmer.
- FISCHER, H. S. 1996. DACHRad, ein Programm zur Berechnung der direkten Sonneneinstrahlung auf beliebig geneigte Flächen. Version 1.0. – Röttenbach.
- GEIGER, R. 1961. Das Klima der bodennahen Luftschicht. 4. Aufl. – Braunschweig: Vieweg.
- HARTUNG, J., ELPALT, B. & KLÖSENER, K.-H. 1986. Statistik. Lehr- und Handbuch der angewandten Statistik, mit zahlreichen, vollständig durchgerechneten Beispielen. – München, Wien: Oldenbourg.
- HOLST, T. 2004. Einfluss von Exposition und Bestandesdichte auf das Mikroklima in Buchenwäldern. – Dissertation, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- JONGMAN, R. H., BRAAK, C. J. F. T & VAN TONGEREN, O. F. R. 1995. Data analysis in community and landscape ecology. – Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- KLEMENT, O. 1955: Prodrum der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. – Feddes Repert., Beih. **135**: 5–194.
- KUUSINEN, M. 1996. Epiphyte flora and diversity on basal trunks of six old-growth forest tree species in southern and middle boreal Finland. – Lichenologist **28**: 443–463.
- LONDO, G. 1976. Decimal scale for relevés of permanent quadrats. – Vegetatio **33**: 61–64.
- LUNDEGÄRDH, H. 1957. Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. – Jena: Gustav Fischer.
- MAYER, H. 2004. Skript zum Vertiefungsblock „Forstliche Meteorologie“. – Freiburg: Skript, Meteorologisches Institut der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg.
- MUELLER-DOMBOIS, D. & ELLENBERG, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. – New York: Wiley.
- NEBEL, M. & PHILIPPI, G. 2000–2005. Die Moose Baden-Württembergs. Bd. 1–3. – Stuttgart: Ulmer.
- OCHSNER, F. 1928. Studien über die Epiphytenvegetation der Schweiz. – Jahrb. St. Gallischen Naturwiss. Ges. **63/II**: 1–108.
- OCHSNER, F. 1933. Verdunstungsmessungen an Epiphytenstandorten. – Ber. Geobot. Forschungsinstit. Rübel Zürich 1932: 58–63.
- PARLOW, E. 1996. The regional climate project REKLIP – An overview. – Theor. Appl. Climatol. **53**: 3–7.
- PFEFFERKORN, V. 1996. Epiphytische Flechtenvereine in Vorarlberg (Österreich) unter besonderer Berücksichtigung der Hemerobie von Waldökosystemen. – Vorarlberger Naturschau **1**: 9–152.
- SACHS, L. 1969. Statistische Auswertungsmethoden. – Berlin: Springer.
- SIÖGREN, E. 1961. Epiphytische Moosvegetation in Laubwäldern der Insel Öland (Schweden). – Acta Phytogeogr. Suec. **44**: 1–149.
- STATSOFT, I. 1984–2001. Statistica 6.0. Version 6. – Tulsa, USA.
- WINDROSENKARTE 2000. Windstatistiken in Baden-Württemberg. – Interaktive Windrosenkarte der Landesanstalt für Umweltschutz. 14.03.2006: http://www2.lfu.baden-wuerttemberg.de/lfu/abt3/windstatistik/html/index_lfu.htm
- WIRTH, V. 1995. Die Flechten Baden-Württembergs. – Stuttgart: Ulmer.
- WIRTH, V., CEZANNE, R. & EICHLER, M. 1999. Beitrag zur Kenntnis der Dynamik epiphytischer Flechtenbestände. – Stuttgarter Beitr. Naturk. Serie A (Biologie) **595**: 1–17.

Manuskript angenommen: 11. Mai 2006.

Anschriften der Verfasser

Grzegorz Kochaniewicz, Waldbau-Institut der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg, Tennenbacherstr. 4, D-79106 Freiburg i. Br., Deutschland.

Volkmar Wirth, Staatliches Museum für Naturkunde, Erbprinzenstr. 13, D-76133 Karlsruhe, Deutschland. E-mail: volkmar.wirth@online.de

Anhang Artenliste:

Die Nomenklatur der Flechten richtet sich nach WIRTH (1995), die der Moose und Lebermoose nach NEBEL & PHILIPPI (2000–2005). In Klammern sind die Stetigkeiten der Arten angegeben.

Flechten

<i>Arthonia didyma</i> (5)	<i>Lepraria lobificans</i> (145)
<i>Arthonia leucopellaea</i> (6)	<i>Lepraria rigidula</i> (1400)
<i>Arthonia radiata</i> (10)	<i>Loxospora elatina</i> (478)
<i>Arthonia spadicea</i> (1)	<i>Menegazzia terebrata</i> (4)
<i>Arthonia vinosa</i> (7)	<i>Micarea adnata</i> (1)
<i>Arthopyrenia lapponina</i> (4)	<i>Micarea cinerea</i> (3)
<i>Biatora chrysantha</i> (17)	<i>Micarea prasina</i> (312)
<i>Bryoria capillaris</i> (5)	<i>Mycoblastus fucatus</i> (297)
<i>Bryoria fuscescens</i> (7)	<i>Ochrolechia alboflavescens</i> (1)
<i>Bryoria nadvornikiana</i> * (29)	<i>Ochrolechia androgyna</i> (81)
<i>Buellia disciformis</i> (1)	<i>Ochrolechia microstictoides</i> (175)
<i>Buellia griseovirens</i> (305)	<i>Opegrapha varia</i> (3)
<i>Calicium glaucellum</i> (4)	<i>Opegrapha viridis</i> (18)
<i>Candelaria concolor</i> (1)	<i>Opegrapha vulgata</i> (7)
<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (41)	<i>Parmelia acetabulum</i> (1)
<i>Cladonia cenotea</i> (6)	<i>Parmelia glabratula</i> (48)
<i>Cladonia coniocraea</i> (299)	<i>Parmelia saxatilis</i> (794)
<i>Cladonia digitata</i> (106)	<i>Parmelia sulcata</i> (50)
<i>Cladonia fimbriata</i> (15)	<i>Parmeliopsis ambigua</i> (115)
<i>Cladonia macilenta</i> (2)	<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (6)
<i>Cladonia norvegica</i> (3)	<i>Peltigera degenii</i> (3)
<i>Cladonia polydactyla</i> (9)	<i>Pertusaria albescens</i> (2)
<i>Cladonia pyxidata</i> (6)	<i>Pertusaria amara</i> (503)
<i>Cladonia ramulosa</i> (4)	<i>Pertusaria coccodes</i> (158)
<i>Cladonia squamosa</i> (25)	<i>Pertusaria coronata</i> (7)
<i>Dimerella pineti</i> (29)	<i>Pertusaria hemisphaerica</i> (15)
<i>Evernia prunastri</i> (14)	<i>Pertusaria hymenea</i> (2)
<i>Fuscidea cyathoides</i> (3)	<i>Pertusaria leioplaca</i> (17)
<i>Graphis scripta</i> (604)	<i>Pertusaria ophthalmiza</i> (1)
<i>Hypogymnia farinacea</i> (284)	<i>Pertusaria pertusa</i> (5)
<i>Hypogymnia physodes</i> (958)	<i>Pertusaria pupillaris</i> (4)
<i>Hypogymnia tubulosa</i> (17)	<i>Phlyctis argena</i> (334)
<i>Hypogymnia vittata</i> (1)	<i>Platismatia glauca</i> (1172)
<i>Lecanora albella</i> (3)	<i>Pseudevernia furfuracea</i> (413)
<i>Lecanora argentata</i> (124)	<i>Pyrenula nitida</i> (38)
<i>Lecanora carpinea</i> (4)	<i>Ramalina farinacea</i> (17)
<i>Lecanora conizaeoides</i> (4)	<i>Ropalospora viridis</i> (208)
<i>Lecanora expallens</i> (5)	<i>Stenocybe major</i> (2)
<i>Lecanora intumescens</i> (44)	<i>Thelotrema lepadinum</i> (4)
<i>Lecanora pulicaris</i> (136)	<i>Trapeliopsis pseudogranulosa</i> (3)
<i>Lecanora subrugosa</i> (13)	<i>Usnea filipendula</i> (75)
<i>Lecanora symmicta</i> (10)	<i>Usnea hirta</i> (8)
<i>Lepraria incana</i> (25)	<i>Vulpicida pinastri</i> (4)
<i>Lepraria jackii</i> (510)	

Bryophyten

<i>Antitrichia curtipendula</i> (1)
<i>Bazzania trilobata</i> (1)
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> (42)
<i>Brachythecium rutabulum</i> (3)
<i>Brachythecium starkei</i> (1)
<i>Bryum flaccidum</i> (2)
<i>Dicranum montanum</i> (41)
<i>Dicranum scoparium</i> (229)
<i>Eurhynchium angustirete</i> (1)
<i>Eurhynchium striatum</i> (4)
<i>Frullania dilatata</i> (13)
<i>Frullania fragilifolia</i> (7)
<i>Frullania tamarisci</i> (6)
<i>Homalia trichomanoides</i> (2)
<i>Homomallium incurvatum</i> (1)
<i>Hypnum cupressiforme</i> (1417)
<i>Isoetecium alopecuroides</i> (168)
<i>Lejeunea cavifolia</i> (8)
<i>Lejeunea ulicina</i> (1)
<i>Lepidozia reptans</i> (4)
<i>Lophocolea heterophylla</i> (34)
<i>Metzgeria furcata</i> (73)
<i>Metzgeria temperata</i> (2)
<i>Neckera complanata</i> (3)
<i>Orthotrichum lyellii</i> (2)
<i>Orthotrichum pumilum</i> (1)
<i>Paraleucobryum longifolium</i> (22)
<i>Plagiochila porelloides</i> (29)
<i>Plagiothecium laetum</i> (5)
<i>Platygyrium repens</i> (1)
<i>Pleurozium schreberi</i> (2)
<i>Polytrichum commune</i> (1)
<i>Pterigynandrum filiforme</i> (20)
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> (50)
<i>Radula complanata</i> (30)
<i>Rhizomnium punctatum</i> (1)
<i>Rhytidiadelphus loreus</i> (10)
<i>Thuidium tamariscinum</i> (7)
<i>Ulota crispa</i> (39)

* Bei *Bryoria nadvornikiana* handelt es sich um teilweise rudimentär entwickelte Thalli, die nicht vollständig bestimmt werden konnten. Es muss angenommen werden, dass auch *B. capillaris* beteiligt ist. Die Mengenanteile der beiden Arten sind aber schlecht zu bestimmen.

