

Phyton (Austria)	Vol. 21	Fasc. 2	203—234	30. 9. 1981
------------------	---------	---------	---------	-------------

Aus dem Institut für Botanik der Universität Salzburg

Laboruntersuchungen über den CO₂-Gaswechsel von Flechten aus den mittleren Ostalpen

I. Die Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels epigäischer, subalpiner Flechten von Temperatur und Lichtintensität

Von

Roman TÜRK*)

Eingegangen am 16. September 1980

Mit 18 Abbildungen

Key words: subalpine lichens, photosynthesis, dark respiration

Summary

TÜRK R. Laboratory investigations on the CO₂ exchange of lichens from the Central Eastern Alps. I. The dependence of CO₂ exchange of terricolous subalpine lichens on temperature and light intensity. — *Phyton (Austria)* 21 (2): 203—234, 18 figures. — German with English summary.

The CO₂ gas exchange of terricolous lichens of a subalpine *Loiseleurio-Cetrarietum* community in the eastern Alps of Austria was investigated in relation to temperature and light intensity.

At a light intensity of 20 klx (260 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) and under optimal water content of the thalli the temperature optimum for the net photosynthesis lies between 5 and 15° C. The temperature optimum does not shift toward higher temperature at light intensities above 20 klx. The absolute values of net photosynthesis show seasonal changes, however, the optimal temperature range of net photosynthesis remains constant throughout the year at light intensities above 20 klx. For lower light intensities (i. e. 5 or 10 klx; 68 or 132 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) one finds a shift of the temperature optimum of the net photosynthesis toward a lower temperature range in the autumn. The light compensation point and the light saturation of net photosynthesis respectively, lies between 3,0—4,5 klx (43—62 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) and 25—40 klx (340—680 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) for lichens of the southern slope and the summit. For lichens which inhabit

*) Dr. Roman TÜRK, Universität Salzburg, Institut für Botanik, Lasserstraße 39, A-5020 Salzburg (Austria).

the north slope these values lie respectively between 2,5–3,0 klx (38–43 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) and 15–20 klx (195–260 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$). Thus one finds intraspecific differences in light compensation point and light saturation (e. g. *Cetraria islandica*).

The rates of net photosynthesis and dark respiration are higher in younger terminal parts than in older parts of the thalli under identical conditions.

Zusammenfassung

TÜRK R. Laboruntersuchungen über den CO_2 -Gaswechsel von Flechten aus den mittleren Ostalpen. I. Die Abhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels epigäischer subalpiner Flechten von Temperatur und Lichtintensität. — *Phyton (Austria)* 21 (2): 203–234, 18 Abb. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Es wurde der CO_2 -Gaswechsel von bodenbewohnenden Flechten eines subalpinen Loiseleurio-Cetrarietum-Bestandes in den mittleren Ostalpen auf seine Abhängigkeit von Temperatur und Beleuchtungsstärke hin untersucht.

Das Temperaturoptimum der apparenten Photosynthese liegt bei einer Beleuchtungsstärke von 20 klx (260 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) und unter optimalem Wassergehalt der Thalli in einem Temperaturbereich zwischen 5 bis 15° C. Bei Beleuchtungsstärken, die oberhalb von 20 klx liegen, wird das Temperaturoptimum nicht in Richtung höherer Temperaturen verschoben. Die absoluten Werte der Nettphotosynthese sind jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. die Lage des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese bleibt bei Lichtintensitäten ab 20 klx konstant, bei niedrigeren Lichtintensitäten (5 bzw. 10 klx; 68 bzw. 132 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) ist eine Verschiebung des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese in niedrigere Temperaturbereiche zu den Herbstterminen vorhanden.

Der Lichtkompensationspunkt und die Lichtsättigung der Nettphotosynthese von Flechten, die bevorzugt die Bergkuppe und die Südseite der Gipfelregion besiedeln, liegen zwischen 3,0 bis 4,5 klx (43–62 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) bzw. 25 bis 40 klx (340–680 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$), jene der Flechten von der Nordexposition zwischen 2,5 bis 3,0 klx (38–43 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) bzw. 15 bis 20 klx (195–260 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Hinsichtlich der Lage der Lichtsättigung und Lichtkompensationspunktes existieren intraspezifische Unterschiede (z. B. *Cetraria islandica*).

Die Nettphotosynthese- und die Dunkelatemungsraten sind unter gleichen Bedingungen in jungen Thallusabschnitten höher als in älteren.

1. Einleitung

Flechtenreiche Pionierassen und Zwergstrauchheiden sind an wind-offenen Bergkuppen und Graten auf sauren Rohhumusböden in der subalpin-alpinen Region der Alpen weit verbreitet. An diesen Wuchsorten können entsprechend dem Relief und der Exposition extreme klimatische Bedingungen herrschen, mit großen diurnalen und jahreszeitlichen Schwankungen, die gerade die Flechten auf Grund ihrer poikilohydran Natur durch

eine hohe Resistenz gegen Austrocknung, Kälte- und Hitzeeinwirkung ohne Schaden überdauern können. Ihre Fähigkeit, auch bei Temperaturen unter dem Gefrierpunkt eine positive CO_2 -Bilanz zu erreichen, ermöglicht ihnen einen entsprechenden Zuwachs an Pflanzenmasse, daß sie sogar mit höheren Pflanzen zu konkurrieren vermögen.

Über den CO_2 -Gaswechsel von Flechten aus arktischen, antarktischen und subarktischen Gebieten liegen relativ viele Untersuchungen vor (z. B. LANGE 1965a, GANNUTZ 1967, KALLIO & HEINONEN 1971, LANGE 1972, LANGE & KAPPEN 1972, KERSHAW 1975, KERSHAW & LARSON 1974, LARSON & KERSHAW 1975a, b, KALLIO & KÄRENLAMPI 1976, LECHOWICZ 1978, MOSER & NASH 1978), während Flechten alpiner Bereiche, vor allem aus europäischen, bisher weniger Beachtung fanden (LANGE 1962, BLISS & HADLEY 1964, LANGE 1965a, LANGE & METZNER 1965, KAPPEN & LANGE 1972, EICKMEIER & ADAMS 1973, SCHUMM 1975). Die Ergebnisse all dieser Untersuchungen zeigen, daß Flechten über erstaunliche Fähigkeiten hinsichtlich ihrer physiologischen Anpassung an ihren Lebensraum verfügen.

So fand LANGE 1962, 1965a, daß das Temperaturoptimum der Netto-photosynthese von Flechten aus europäischen Gebirgslagen, gemessen bei 10 klux, bei Thallustemperaturen von $+10^\circ\text{C}$ und darunter liegt und daß diese Flechten auch bei Temperaturen weit unter dem Nullpunkt (-18 bis -24°C) zur CO_2 -Aufnahme und zum Einbau des CO_2 in verschiedene organische Verbindungen befähigt sind (LANGE & METZNER 1965). Bei einigen Flechten, die ihren Verbreitungsschwerpunkt in den Tropen haben, werden das Temperaturminimum bzw. das Temperaturoptimum bei höheren Temperaturen erreicht (vgl. auch GANNUTZ 1967).

Das Photosynthesevermögen der Flechten kann jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen sein (LECHOWICZ & ADAMS 1974, KERSHAW 1975, LARSON & KERSHAW 1975a, b). KERSHAW 1977a, b fand bei Blaualgenflechten eine Beeinflussung der Lage des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese durch kurzfristige, äußere Temperatureinwirkungen. Nach HARRIS 1971 und RUNDEL 1972 gibt es bei epiphytischen bzw. epigäischen Flechten ausgeprägte intraspezifische Unterschiede in der Lage des Lichtkompensationspunktes und im Feuchteoptimum der Nettphotosynthese.

In vorliegender Arbeit wurde der CO_2 -Gaswechsel von bodenbewohnenden Flechten eines subalpinen *Loiseleurio-Cetrarietum*-Bestandes auf seine Abhängigkeit von Temperatur und Beleuchtungsstärke hin untersucht. Dabei standen die Fragen im Mittelpunkt, ob inter- und intraspezifische Unterschiede in den Reaktionsmustern des CO_2 -Gaswechsels von Flechten, die mosaikartig auf kleinen Flächen verteilt sind, existieren und ob jahreszeitliche Schwankungen des Photosynthesevermögens und Verschiebungen des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese auftreten.

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial wurde am 4. Oktober 1977, 31. Mai, 5. August und 15. November 1978 auf dem Ochsenkopf (Hundsteinmassiv) bei Zell am See in einer Höhe von 1960 m über NN. gesammelt. Folgende Flechten wurden für die Untersuchungen herangezogen:

<i>Alectoria ochroleuca</i> (HOFFM.) MASSAL.	Gipfel
<i>Cetraria cucullata</i> (BELLARDI) ACH.	Gipfel
<i>C. ericetorum</i> OPIZ	Gipfel
<i>C. islandica</i> (L.) ACH.	Süd-, Nordhang
<i>C. nivalis</i> (L.) ACH.	Nordhang
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) WIGG.	Südhang
<i>Thamnolia vermicularis</i> (SW.) ACH. ex SCHAER.	Nordhang

Der Ochsenkopf bildet eine langgezogene, gratförmige, in ost-westlicher Richtung verlaufende Bergkuppe, die nach dem Süden hin vom Gipfel ab sanft geneigt ist und dann in einen Steilabfall übergeht. Nach Norden hin fällt die Bergkuppe vom Gipfel an steil ab. Es treten also auf relativ kleinem Raum entsprechend den Expositionen große mikroklimatische Unterschiede auf. Die Gipfelregion der Bergkuppe ist stark windexponiert, sie ist deshalb auch im Winter zumeist aper. Die Gipfelregion und der südexponierte flache Abhang können zu allen Jahreszeiten starker Sonneneinstrahlung ausgesetzt sein, sodaß diese Standorte zeitweilig sehr trocken sind. Verschärft wird diese Situation durch die bei intensiver Einstrahlung hangaufwärts strömende erwärmte Luft.

Die Standorte am nordexponierten Abhang sind infolge der Horizontalabschirmung nur für kurze Zeit am Tage in den Monaten Juni und Juli der direkten Sonneneinstrahlung ausgesetzt, die Erwärmung und die Austrocknung der Flechtenthalli sind hier naturgemäß geringer.

Entsprechend den Einstrahlungs-, Temperatur- und Feuchteverhältnissen ist die Pflanzendecke in der Gipfelregion ausgebildet. Die flacheren Teile der Bergkuppe werden von einem dichten Teppich aus *Loiseleuria procumbens*, stellenweise durchsetzt mit *Vaccinium uliginosum*, eingenommen. In diesem Teppich wachsen die Flechten *Cetraria cucullata*, *C. islandica* und *C. ericetorum*, darüber die extrem windharte, xerofrigide und photophile *Alectoria ochroleuca*. An den südlich des Gipfels gelegenen Hangabschnitten, die flacher geneigt sind, wachsen hauptsächlich Cladonien, und zwar *Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula* und *C. mitis* zwischen *Calluna vulgaris*.

Mit Ausnahme von *Alectoria ochroleuca* sind alle oben genannten Flechten auch auf der Nordseite anzutreffen. Das Vorkommen von *Cetraria nivalis* und *Thamnolia vermicularis* ist weitgehend auf den Nordhang beschränkt. *Cetraria nivalis* besiedelt die Spitzenregion von kleinen Buckeln, die auch bei höherer Schneedecke im Winter freigelegt sein können. *Tham-*

notia vermicularis siedelt in kleinen Mulden zwischen den Buckeln oder auf kleinen Felsstufen, die länger schneebedeckt sind.

Die Entnahmestellen der einzelnen Flechten wurden mit Holzstangen markiert, sodaß auch bei Schneelage ein Auffinden der Flechten leicht möglich und die Gewährleistung gegeben war, daß alle Proben vom selben Standort stammen.

Aufschluß über die Temperaturwerte zum Sammelzeitraum gibt die Abb. 1. Die Temperaturwerte stammen von der Klimastation Schmittenhöhe bei Zell am See in 1960 m über NN. Diese Wetterstation ist etwa 10 km vom Sammelort entfernt.

Die Flechtenproben wurden bis zu drei Wochen nach dem Sammeln in Klimaschränken (Fa. Rubarth, Hannover) bei $140 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ aufbewahrt

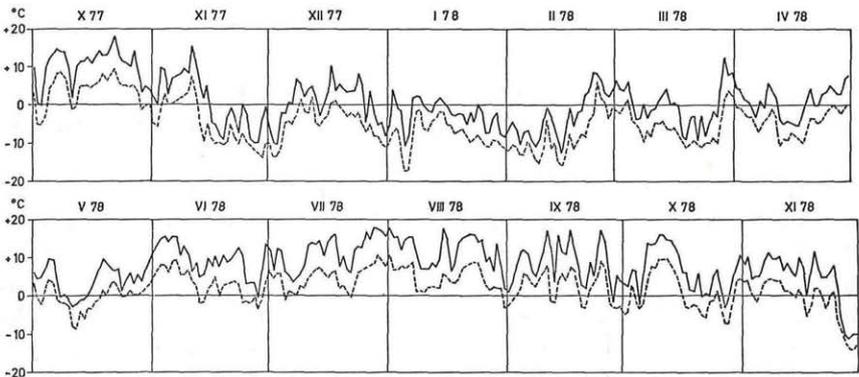


Abb. 1. Tagesmaxima und -minima der Temperatur (2 m über dem Boden) während des Untersuchungszeitraumes auf der Schmittenhöhe (1960 m über NN.) bei Zell am See

und einmal täglich mit aqua dest. besprüht. Um eine eventuelle Anpassung an veränderte Temperaturbedingungen zu verhindern (vgl. KERSHAW 1977a, b), wurden die Temperatur und die Beleuchtungszeit auf die Bedingungen eingestellt, die zum Zeitpunkt des Sammelns herrschten. Proben, die nicht innerhalb eines Zeitraumes von drei Wochen bearbeitet werden konnten, wurden unmittelbar nach dem Einsammeln lufttrocken bei -18°C bis zu drei Monaten im Tiefkühlschrank gelagert. Vergleichende Messungen ergaben, daß das Verhalten des CO_2 -Gaswechsels durch die Lagerung bei -18°C nicht verändert wurde (vgl. auch LANGE 1966).

Die Messung des CO_2 -Gaswechsels erfolgte mit einem Ultrarotabsorptionsschreiber (URAS 2T, Fa. Hartmann & Braun) im offenen System im Differenzmeßverfahren (Prinzip der Anlage vgl. LANGE 1965a) bei einem Licht-Dunkel-Rhythmus von 2 : 2 Stunden. Die Durchflußgeschwindigkeit des Luftstromes durch die Küvetten betrug 30 l/h.

Zur Messung der Badtemperatur dienten Platinwiderstandsthermometer (pt 100), für die Messung der Thallustemperaturen wurden Kupfer-Konstantan-Thermoelemente verwendet. Als Beleuchtungskörper diente eine Quecksilberhochdruckdampflampe (HLRG, 400 W, Fa. Philips), die Beleuchtungsstärke wurde mit einem Luxmeter und einem Quantumsensor (Fa. Lambda Instruments, USA) gemessen.

Für die Auswertung wurden die Werte der Nettophotosynthese bei Quellungsoptimum und die in der Dunkelperiode davor gemessenen Raten der Dunkelatmung herangezogen und auf das Trockengewicht, das nach 24stündiger Trocknung bei 105° C bestimmt wurde, bezogen. Mindestens drei Parallelproben von jeder Flechtenart wurden für die CO₂-Gaswechsellmessungen verwendet; die Abweichung der Nettophotosynthese- und der Dunkelatmungsraten betrug maximal 5%.

3. Ergebnisse

3.1. Die Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese (gemessen bei 20 klx, entsprechend 260 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) und der Dunkelatmung im Jahresverlauf.

Bei einer Beleuchtungsstärke von 20 klx (260 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) und optimalem Wassergehalt der Flechtenthalli liegt das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese der untersuchten subalpinen Flechtenarten einheitlich bei relativ niedrigen Temperaturen. So liegt beispielsweise das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese der für windgefegte, flechtenreiche Loiseleurieten charakteristischen Flechte *Alectoria ochroleuca* (Abb. 2) in einem Bereich von 5 bis 10° C. Die Nettophotosyntheseraten betragen bei -5° C etwa 50% der maximalen Raten. Im Temperaturbereich oberhalb von 12,5° C fällt die Nettophotosyntheserate stark ab, zwischen 25 und 30° C sinkt die apparente Photosynthese unter den Kompensationspunkt. Die Lage des Temperaturoptimums der Nettophotosynthese läßt keine wesentlichen Verschiebungen im Jahresverlauf erkennen, die absoluten Photosyntheseraten zeigen dagegen saisonale Unterschiede; die höchsten Optimalraten von 1,26 und 1,53 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹ werden zu Beginn des Winters (im Oktober 1977 bzw. November 1978) erreicht, im Frühjahr und Sommer 1977 betragen die optimalen Nettophotosyntheseraten 1,12 und 1,15 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹. Die Dunkelatmungsraten sind unter dem Gefrierpunkt gering (0,05 bis 0,09 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹) mit zunehmender Temperatur steigt die Dunkelatmung stark an und erreicht Werte zwischen 1,4 bis 1,63 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹ bei 25° C. Ein Zusammenhang zwischen verminderter Nettophotosyntheserate und erhöhter Dunkelatmungsrate ist bei den Frühjahrs- und Sommerwerten nicht erkennbar.

Thamnolia vermicularis (Abb. 3), die im Sammelgebiet nicht auf den windgefegten Grat, sondern mehr auf der geschützten Nordlage vorkommt und deshalb im Winter länger von Schnee bedeckt ist als die vorige Art,

zeigt ein anderes photosynthetisches Verhalten als *Alectoria ochroleuca*. Das Temperaturoptimum liegt hier zwischen $+10$ und $+15^{\circ}\text{C}$, also insgesamt gesehen in einem etwas höheren Temperaturbereich. Bei 20°C erreichen die Nettophotosyntheseraten immerhin noch etwa 70% bis 80% der optimalen Photosyntheseraten; erst ab 25°C nimmt die Netto-

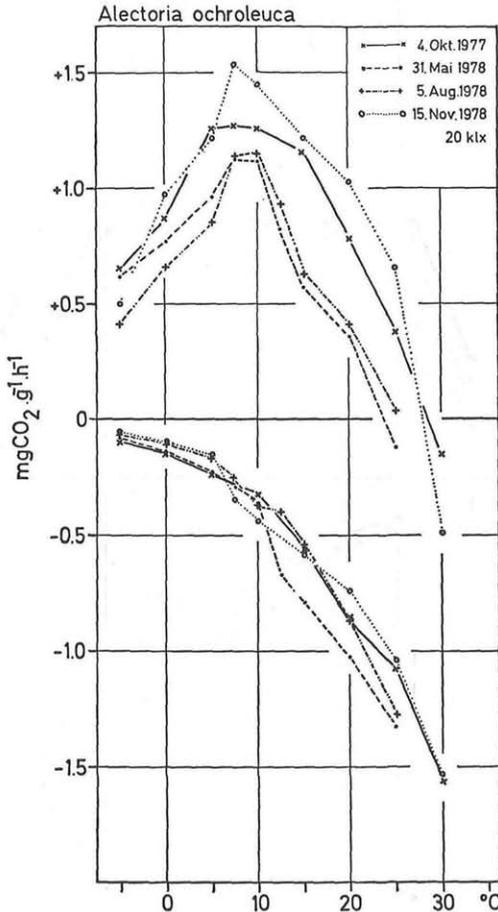
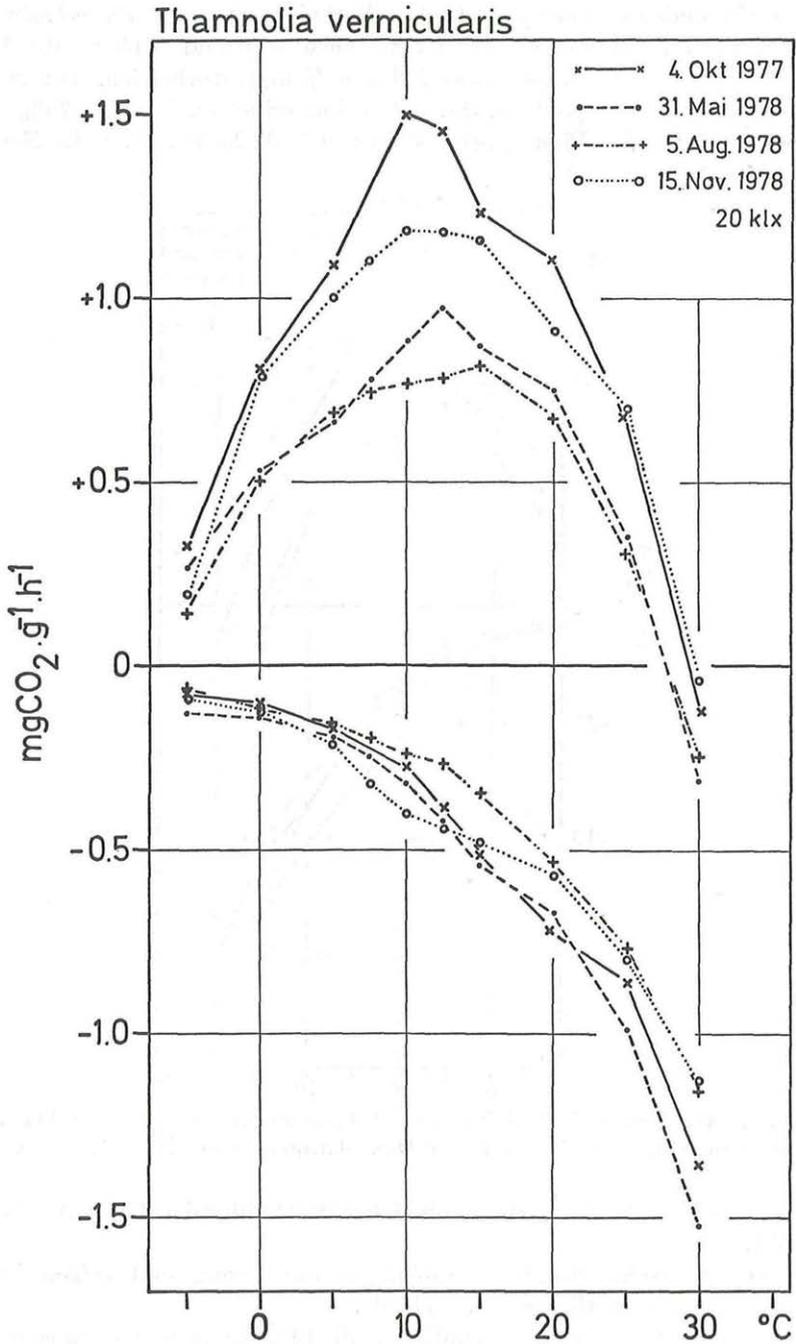


Abb. 2. Temperaturabhängigkeit der Nettophotosynthese (bei 20 klx und optimalem Wassergehalt) und der Dunkelatmung von *Alectoria ochroleuca*

photosyntheserate stark ab und sinkt bei 30°C unter den Kompensationspunkt.

Die Dunkelatemungsraten differieren nur gering und zeigen keine deutlichen jahreszeitlichen Unterschiede.

Von den *Cetraria*-Arten wurden für die CO₂-Gaswechsellmessungen nur die offensichtlich lebenden Teile herangezogen, da sie an der Basis abster-

Abb. 3. Siehe Abb. 2; *Thamnolia vermicularis*

ben und die Basisteile keinen CO_2 -Gaswechsel oder wenn, nur eine geringe Dunkelatmung erkennen lassen (siehe untenstehende Ergebnisse und vgl. MOSER & NASH 1978). Die Größe der untersuchten oberen Thallusteile betrug bei *C. cucullata*, *C. ericetorum* und *C. nivalis* 1,5 cm, bei *C. islandica* 2 cm.

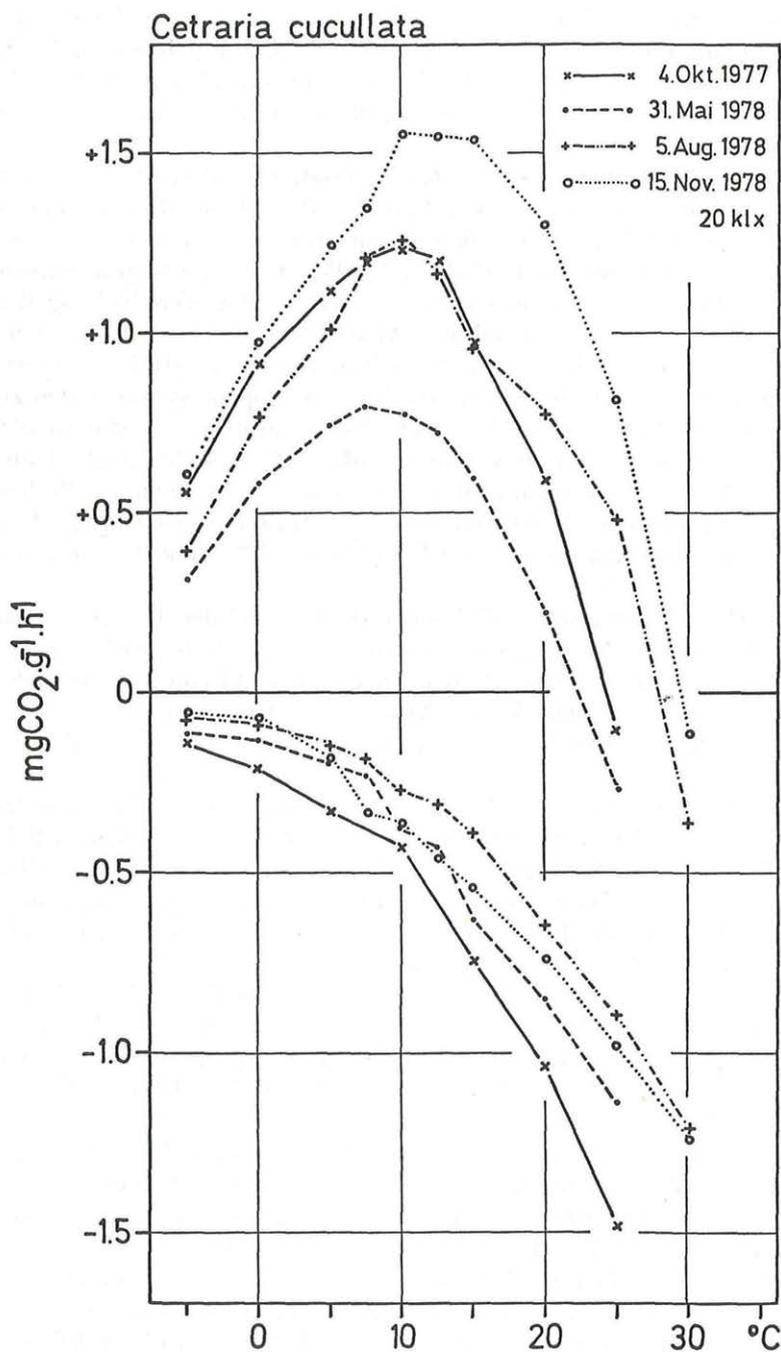
Cetraria cucullata (Abb. 4), *C. islandica* (Süd, Abb. 5) und *C. ericetorum* (Abb. 6) bilden neben *Alectoria ochroleuca* den Hauptbestandteil der Flechten auf dem Gipfel und dem Südhang und zeigen übereinstimmend ein einheitliches CO_2 -Gaswechselverhalten. So liegen die Temperaturoptima der Nettophotosynthese zwischen 7,5 und 15° C, eine Verschiebung der Temperaturoptima entsprechend den klimatischen jahreszeitlichen Veränderungen ist nicht eindeutig festzustellen. Im Temperaturbereich zwischen 20 und 30° C ist ein starker Abfall der Nettophotosyntheseraten zu verzeichnen, teilweise wird der obere Temperaturkompensationspunkt bei 25° C, stellenweise bei 30° C unterschritten. Die höchsten Nettophotosyntheseraten werden bei den zu den Herbstterminen gesammelten Proben gemessen, *C. cucullata* erreicht im November 1978 1,56 mg $\text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, *C. islandica* (Süd) 1,23 mg $\text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (Oktober 1977) und *C. ericetorum* 1,17 mg $\text{CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Die Dunkelatmungsraten differieren ab 10° C bei den Proben, die zu unterschiedlichen Jahreszeiten gesammelt wurden, relativ stark, es läßt sich jedoch keine einheitliche Tendenz in Hinblick auf eine Erhöhung der Dunkelatmungsraten und Verminderung der Nettophotosyntheseraten feststellen, ebenso nicht im Zusammenhang mit jahreszeitlich bedingten Unterschieden.

Exemplare von *Cetraria islandica* (Nord, Abb. 7), die in den geschützteren Lagen auf der Nordseite gesammelt wurden, unterscheiden sich in ihren photosynthetischen Reaktionen auf die Temperatur nur unwesentlich von den auf der Südseite gesammelten Proben. Das Temperaturoptimum liegt zwischen 10 und 15° C, der obere Temperaturkompensationspunkt zwischen 25 und 30° C.

Offensichtlich wirken sich die durch das Relief bedingten klimatischen Unterschiede nicht auf die Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Aufnahme aus. Auch die Dunkelatmungsraten der in Nordexposition gesammelten Proben von *C. islandica* weichen nicht von den in der Südexposition gesammelten Proben ab.

Cetraria nivalis (Abb. 8) ist in seinem Vorkommen auf dem Ochsenkopf auf die Nordseite beschränkt, wo sie — wie bereits erwähnt — die Spitzenregion von kleinen Buckeln besiedelt, die im Winter zeitweise schneefrei sein können. Diese Flechte zeigt das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese zwischen 5—10° C, also bei etwas geringeren Temperaturen als die oben erwähnten *Cetraria*-Arten. Die Temperaturobergrenze der Nettophotosynthese liegt zwischen 22 bis ca. 27° C. Die Unterschiede der Nettophotosyntheseraten zu den einzelnen Sammeldaten sind relativ gering,

Abb. 4. Siehe Abb. 2; *Cetraria cucullata*

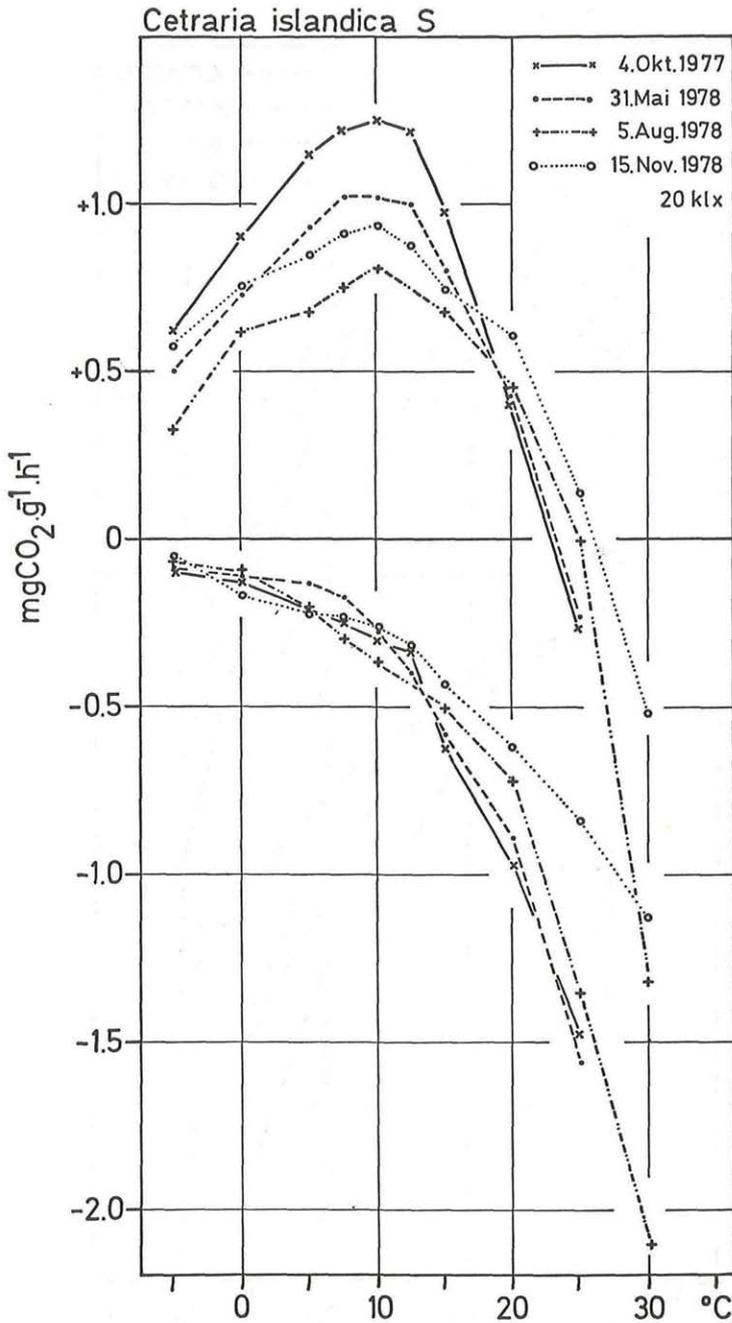


Abb. 5. Siehe Abb. 2; *Cetraria islandica* (Süd)

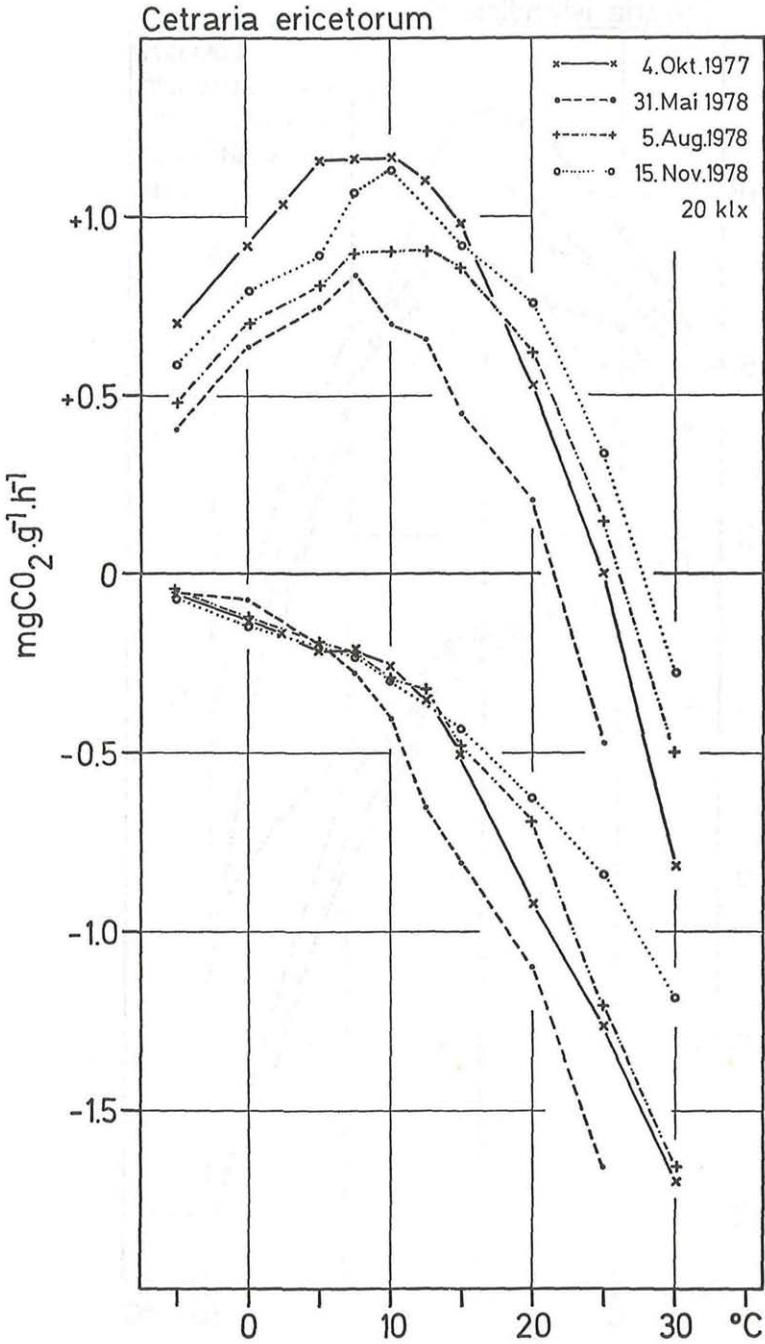


Abb. 6. Siehe Abb. 2; *Cetraria ericetorum*

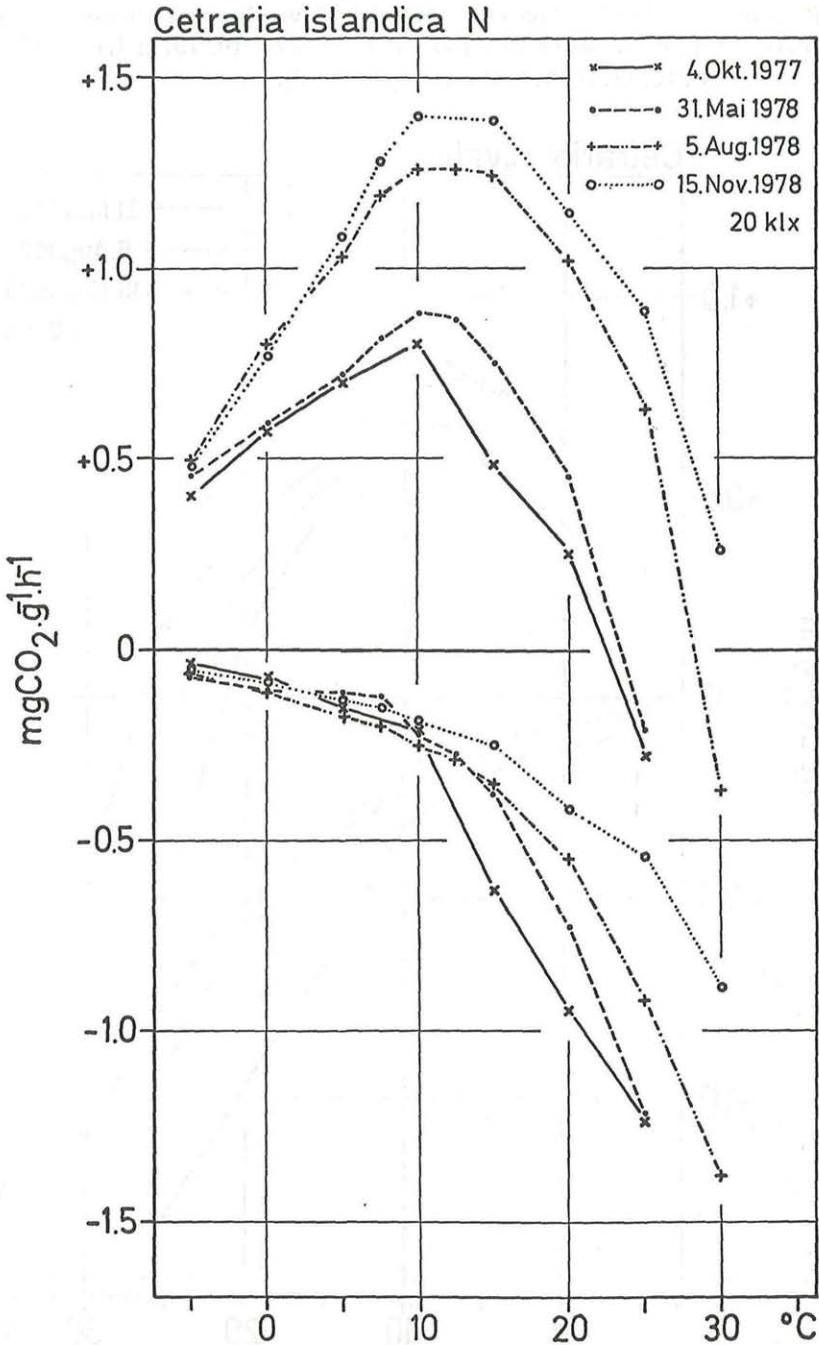


Abb. 7. Siehe Abb. 2; *Cetraria islandica* (Nord)

die niedrigsten Werte ($0,68 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) werden zum Sommertermin gemessen, die höchsten zu den Herbstterminen (4. 10. 1977: $1,1 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, bzw. 15. 11. 1978: $0,84 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$).

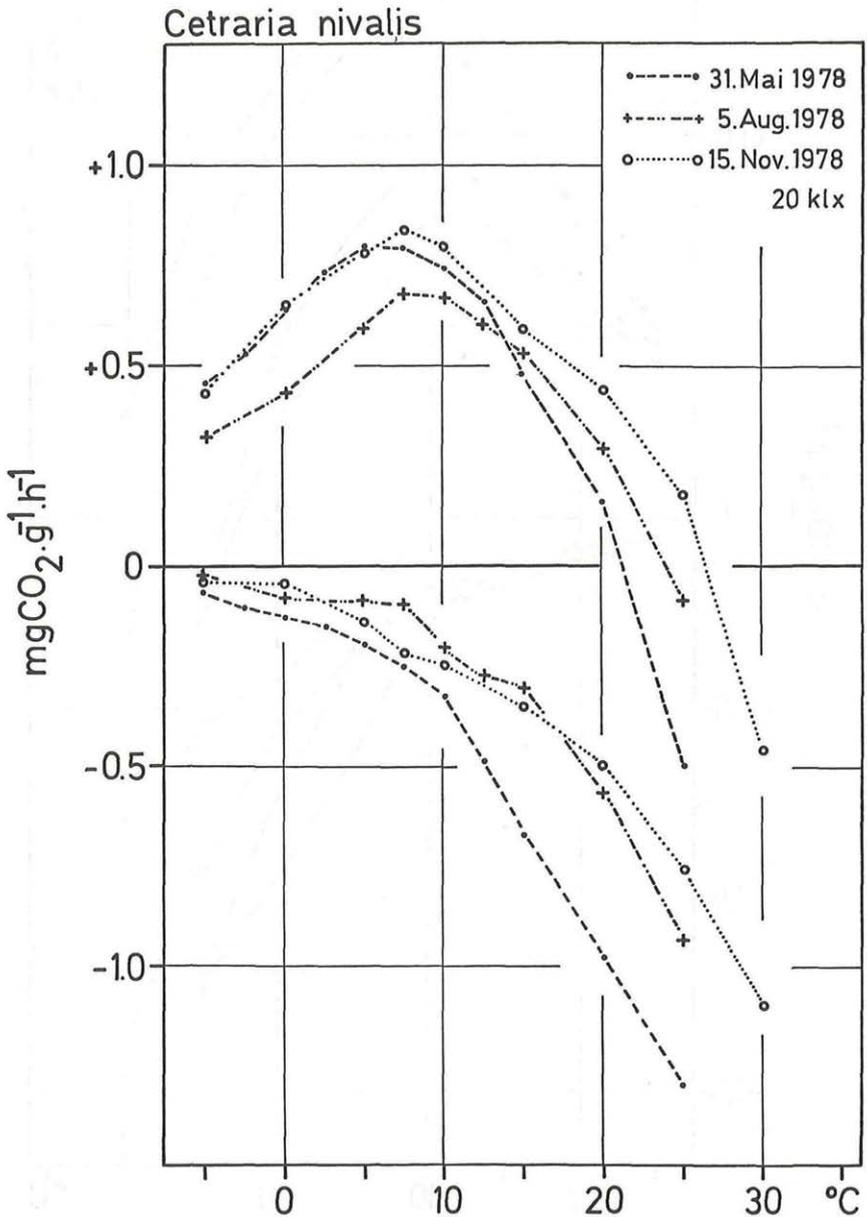


Abb. 8. Siehe Abb. 2; *Cetraria nivalis*

Ein geringfügig abweichendes Verhalten der CO_2 -Aufnahme ist bei *Cladonia rangiferina* (Abb. 9) feststellbar. Zwar liegt das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese in einem Bereich zwischen 10 und 15° C, aber der obere Temperaturkompensationspunkt ist in höhere Temperaturbereiche verschoben. Während alle anderen untersuchten Arten oberhalb von 30° C keine apparente Photosynthese mehr erkennen lassen, zeigt *C. rangiferina* mit Ausnahme zum Frühjahrstermin bei 30° C noch teilweise verhältnismäßig hohe Nettophotosyntheseraten, bei 35° C allerdings hat sie den oberen Temperaturkompensationspunkt unterschritten. Wie bei den anderen untersuchten Arten sind auch bei *C. rangiferina* keine wesentlichen Verschiebungen des Temperaturoptimums der Nettophotosynthese im Jahresverlauf vorhanden.

Die Dunkelatemungsraten variieren ab 15° C zu den einzelnen Sammelterminen beträchtlich, es ist jedoch kein Zusammenhang zwischen Jahreszeit und Dunkelatemungsraten auffindbar, da z. B. die höchsten Dunkelatemungsraten sowohl im Herbst als auch im Frühjahr auftreten können. Insgesamt ist der Temperaturbereich oberhalb des Nullpunktes, in dem *C. rangiferina* zu einer apparenten Photosynthese befähigt ist, größer als bei den anderen untersuchten Flechtenarten.

3.2. Die Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der Beleuchtungsstärke.

3.2.1. Der Lichtkompensationspunkt und die Lichtsättigung der Nettophotosynthese bei 10° C.

Der Lichtkompensationspunkt und die Lichtsättigung der Nettophotosynthese hängen bei den Flechten von der Temperatur und dem Wassergehalt der Flechtenthalli ab (vgl. STALFELT 1960; LANGE 1969). Im allgemeinen steigt die Lichtintensität, bei der der Lichtkompensationspunkt der Nettophotosynthese erreicht wird, mit zunehmender Temperatur, ebenso die Lichtsättigung. In der Beziehung zum Wassergehalt folgt der Lichtkompensationspunkt einer Optimumkurve; bei sehr niedrigen und sehr hohen Wassergehalten liegt der Lichtkompensationspunkt bei höheren Lichtintensitäten als beim optimalen Wassergehalt (vgl. LANGE 1969). Aus diesem Grunde wurden diese beiden Kardinalbereiche bei konstanter Temperatur (10° C, in der Nähe des Temperaturoptimums) und optimalen Wassergehalt bestimmt, um die Abhängigkeit der Nettophotosynthese der einzelnen Flechtenarten von der Lichtintensität vergleichen zu können. Die Messungen zu den einzelnen Sammeldaten ergaben, daß hinsichtlich der Lage des Lichtkompensationspunktes der Lichtsättigung keine wesentlichen jahreszeitlichen Unterschiede auftraten. Deshalb sind den Abbildungen 10 und 11 lediglich die Lichtkurven des Flechtenmaterials, das am 4. 10. 1977 gesammelt worden war, eingetragen.

Der Kompensationspunkt und die Lichtsättigung der auf der Nordseite gesammelten Flechten (*Thamnolia vermicularis* und *Cetraria nivalis*)

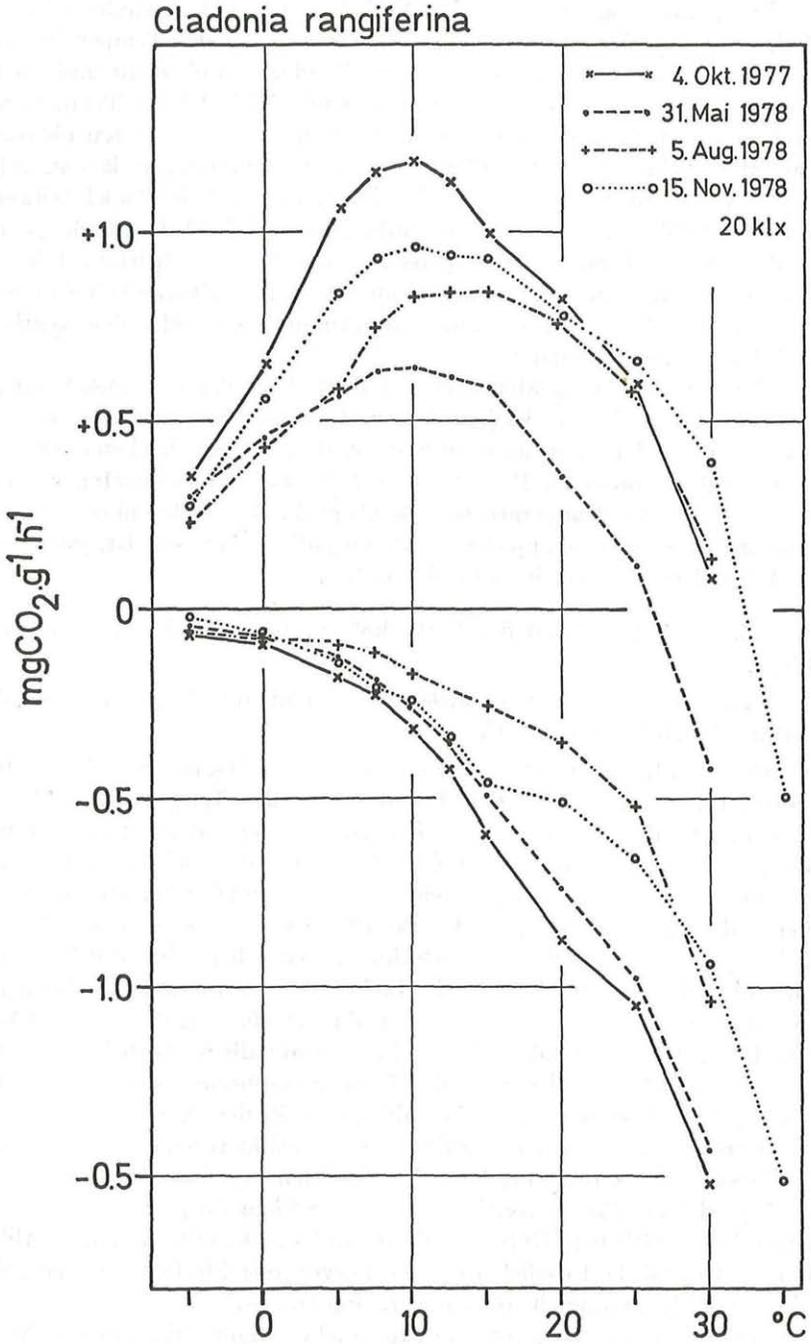


Abb. 9. Siehe Abb. 2; *Cladonia rangiferina*

liegen bei niedrigeren Lichtintensitäten als der von der Bergkuppe (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*) bzw. auf der Südseite (*Cladonia rangiferina*) stammenden Flechten (Abb. 10 u. 11). Diese Unterschiede treten nicht nur bei den verschiedenen Flechtenarten auf, sondern sie sind auch innerhalb einer Art, wie etwa bei *Cetraria islandica* (Abb. 12), feststellbar. Obwohl die absoluten Raten der Nettophotosynthese von *C. islandica* Süd und Nord nur geringfügig unterschieden sind, zeigen die Lage des Kompensationspunktes und der Lichtsättigung große Unterschiede.

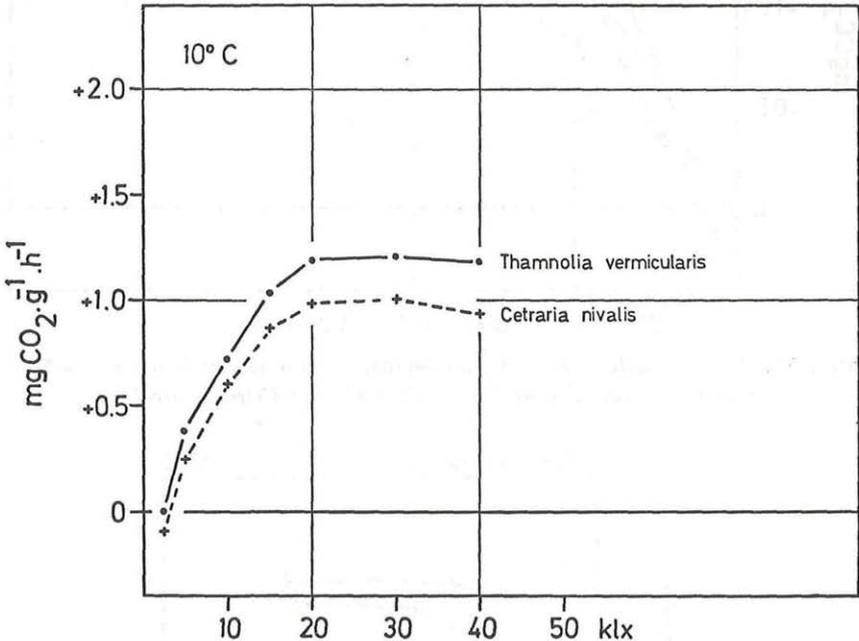


Abb. 10. Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der Beleuchtungsstärke (bei 10° C) von *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria ericetorum*, *C. cucullata* und *Cladonia rangiferina*

Sehr hohe Lichtintensitäten haben bei einigen Flechten eine Abnahme der Nettophotosyntheseraten zur Folge.

3.2.2. Die Beziehungen zwischen Nettophotosynthese, Temperatur und Lichtintensität bei optimalem Wassergehalt der Thalli.

Zur Feststellung der Beziehung zwischen Nettophotosynthese, Temperatur und Lichtintensität wurden Proben vom 4. 8. 1978 (Sommertermin) und 15. 11. 1978 (Herbsttermin) für die Untersuchungen herangezogen. Die Bestimmung der Nettophotosynthese erfolgte bei optimalem Wassergehalt der Flechtenthalli.

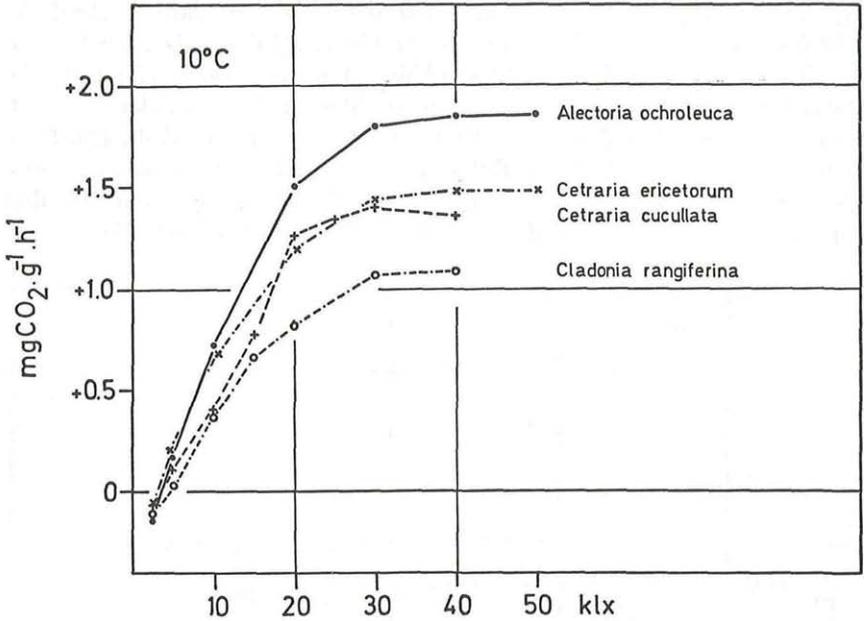


Abb. 11. Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der Beleuchtungsstärke (bei 10° C) von *Thamnolia vermicularis* und *Cetraria nivalis*

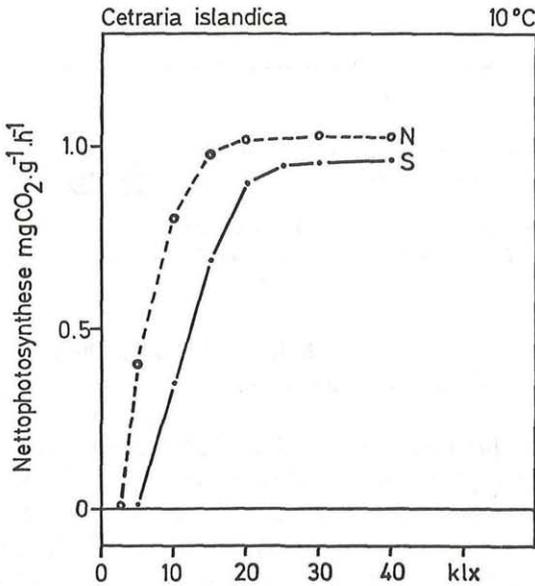


Abb. 12. Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der Beleuchtungsstärke (bei 10° C) von *Cetraria islandica* Nord (N) und *C. islandica* Süd (S)

Wie die Abb. 13–16 zeigen, werden das Temperaturoptimum und die Temperaturobergrenze der Nettphotosynthese aller hier untersuchten Arten mit ansteigender Beleuchtungsintensität in höhere Temperaturbereiche verschoben. Bei höheren Lichtintensitäten (Steigerung von 20

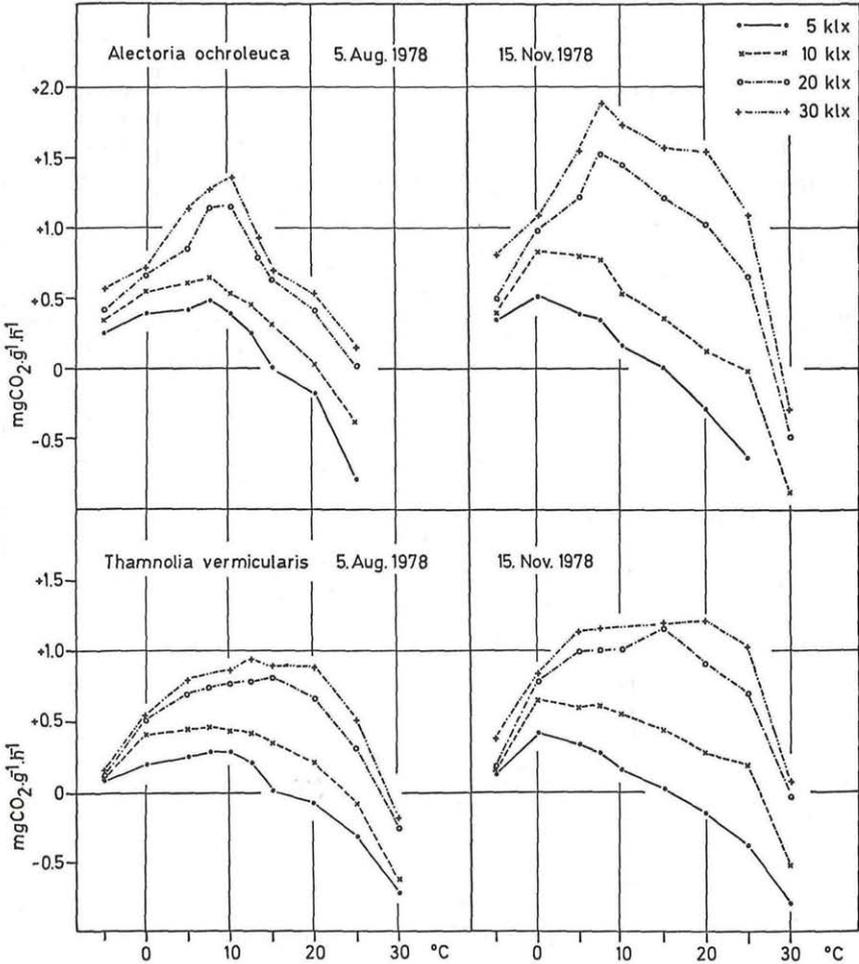


Abb. 13: Temperaturabhängigkeit der Nettphotosynthese bei Lichtintensitäten von 5; 10; 20 und 30 klx und optimalem Wassergehalt von *Alectoria ochroleuca* und *Thamnolia vermicularis*

(260 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) auf 30 klx (420 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) ist eine Verschiebung des Temperaturoptimums allerdings nicht mehr erkennbar, wohl aber der Temperaturobergrenze der Nettphotosynthese. Vergleicht man die Lage des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese bei Lichtintensitäten von 20 (260 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) und 30 klx (420 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) zu den einzelnen

Sammelterminen Sommer und Herbst, so lassen sich bei den einzelnen Flechtenarten keine klaren Zusammenhänge zwischen jahreszeitlich bedingten klimatischen Veränderungen und Temperaturoptimum erkennen. Anders liegen die Verhältnisse bei den niedrigeren Lichtintensitäten von 5 ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) und 10 klx ($132 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$). Mit Ausnahme von

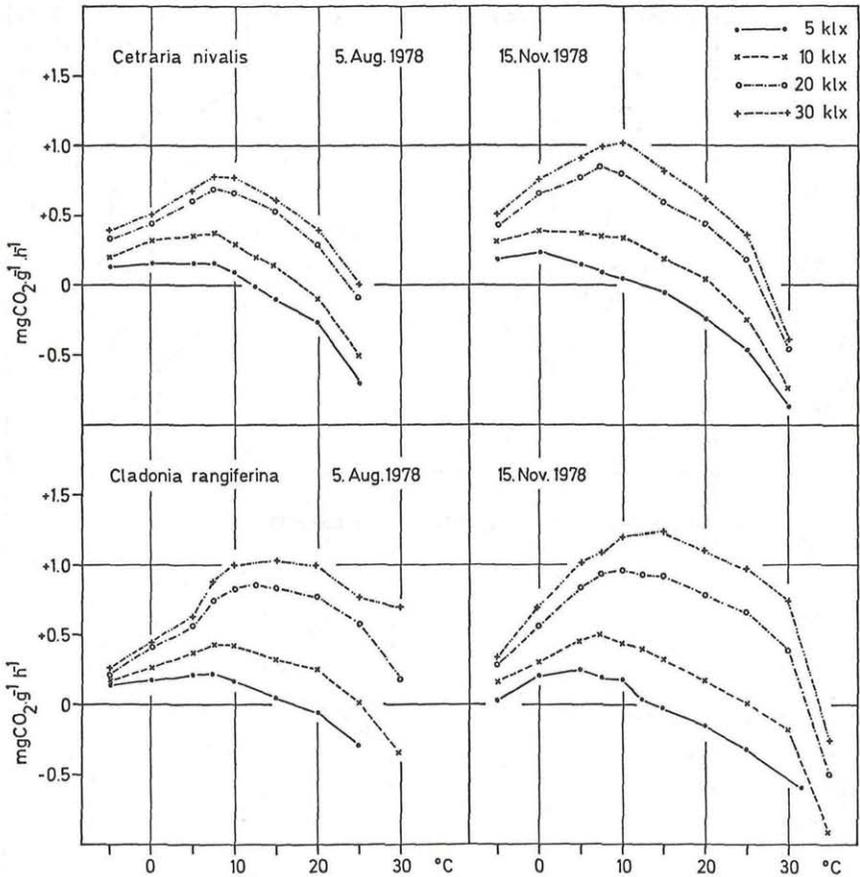


Abb. 14. Siehe Abb. 13; *Cetraria nivalis* und *Cladonia rangiferina*

Cetraria islandica (Nord) liegt das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese bei 5 klx ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) zum Herbsttermin in einem niedrigeren Temperaturbereich als zum Sommertermin, ein ähnliches Ergebnis läßt sich auch bei 10 klx ($132 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) feststellen.

So liegt das Temperaturoptimum der Nettophotosynthese von *Alectoria ochroleuca* (Abb. 13) unter Einwirkung von 5 ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) und 10 klx ($132 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) im Sommer bei $+7,5^\circ\text{C}$, im Herbst bei 0°C . *Thamnolia vermicularis* (Abb. 13) bindet bei -5°C nur wenig CO₂ im

Vergleich mit den anderen Arten. Bei 5 ($68 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) und 10 klx ($132 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$) verschiebt sich das Temperaturoptimum der Netto-photosynthese von $7,5^\circ\text{C}$ zum Sommertermin auf 0°C zum Wintertermin. Ähnlich ist diese Verschiebung bei *Cetraria nivalis* (Abb. 14), *C. cucullata*

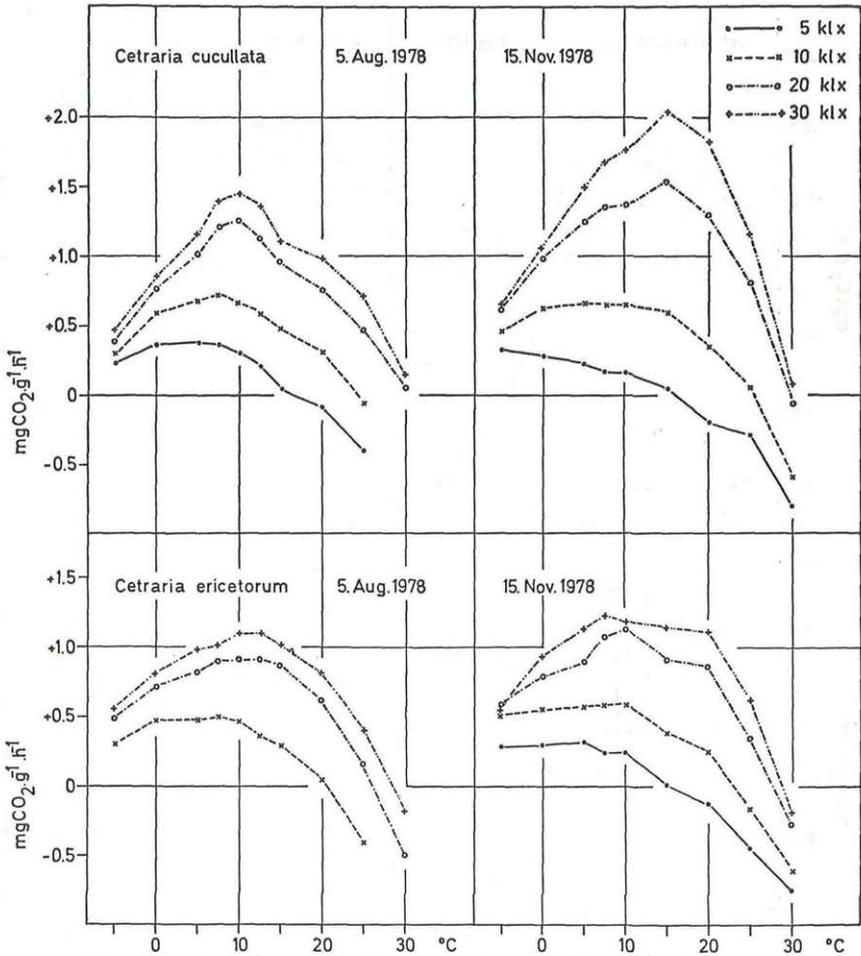


Abb. 15: Siehe Abb. 13; *Cetraria cucullata* und *C. ericetorum*

(Abb. 15), *C. islandica* Süd (Abb. 16) und *Cladonia rangiferina* (Abb. 14). Sie zeigen bei den geringeren Lichtintensitäten eine deutliche Steigerung der Nettphotosyntheseraten mit ansteigender Temperatur zum Sommertermin, zum Herbsttermin hingegen ist die Nettphotosyntheserate schon bei -5°C hoch, mit ansteigender Temperatur bleiben die CO₂-Aufnahmeraten bis etwa $+5^\circ\text{C}$ unverändert oder sie sinken sogar ab. Offensichtlich

sind diese Flechten imstande, ihren CO_2 -Gaswechsel an die geringeren Temperaturen und Lichtintensitäten im Winter anzupassen.

Proben von *Cetraria islandica*, die von der Nordseite der Gipfelregion stammen, lassen diese Temperaturanpassung der Nettphotosynthese

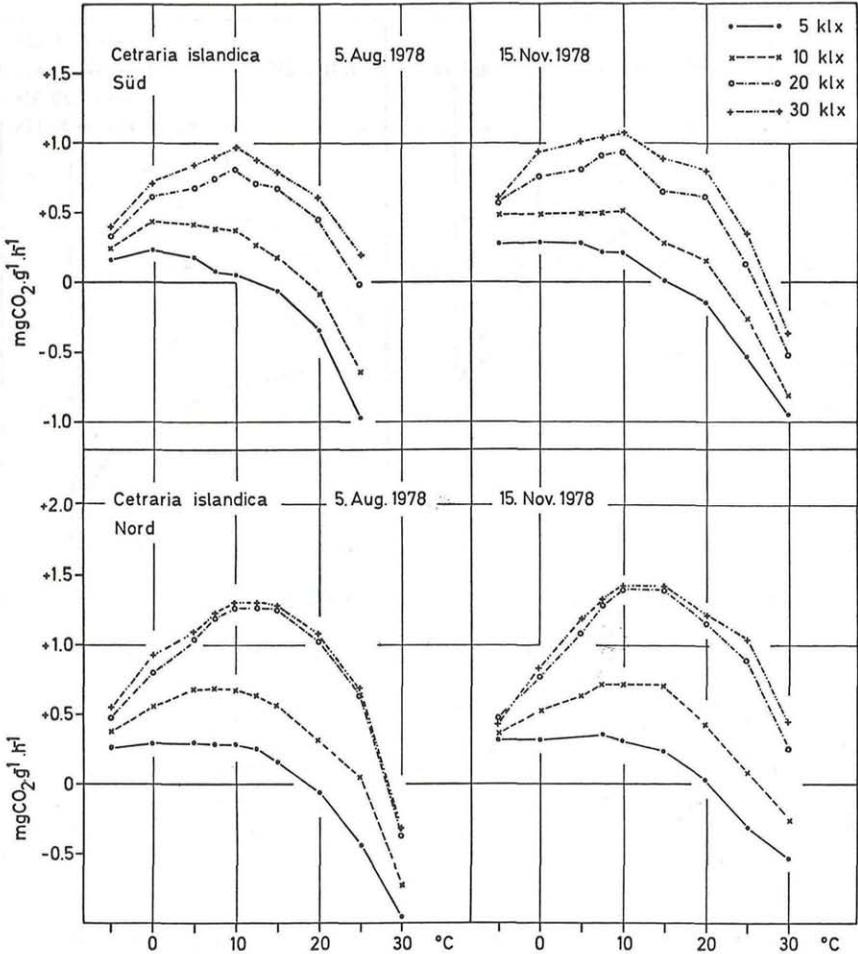


Abb. 16. Siehe Abb. 13; *Cetraria islandica* (Süd) und *C. islandica* (Nord)

an geringere Temperaturen bei niedrigen Lichtintensitäten nicht erkennen (Abb. 16).

3.4. Der CO_2 -Gaswechsel verschiedener Thallusabschnitte von *Cetraria islandica* und *Alectoria ochroleuca*.

Für diese Untersuchungen stand die Frage im Vordergrund, welche Thallusabschnitte die höchste Gaswechselaktivität aufweisen. Zur Klärung

dieser Frage wurden etwa 3 cm große Thalli (ohne den verfärbten abgestorbenen Basalteil) von *C. islandica* (Süd, gesammelt am 31. 5. 1978) in Stücke von je 1 cm Länge zerschnitten bzw. die strauchförmig gestaltete *A. ochroleuca* (gesammelt am 4. 8. 1978) in dünne und dicke Thallusäste aufgeteilt.

Die Spitzenteile von *Cetraria islandica* (Abb. 17) weisen die höchste

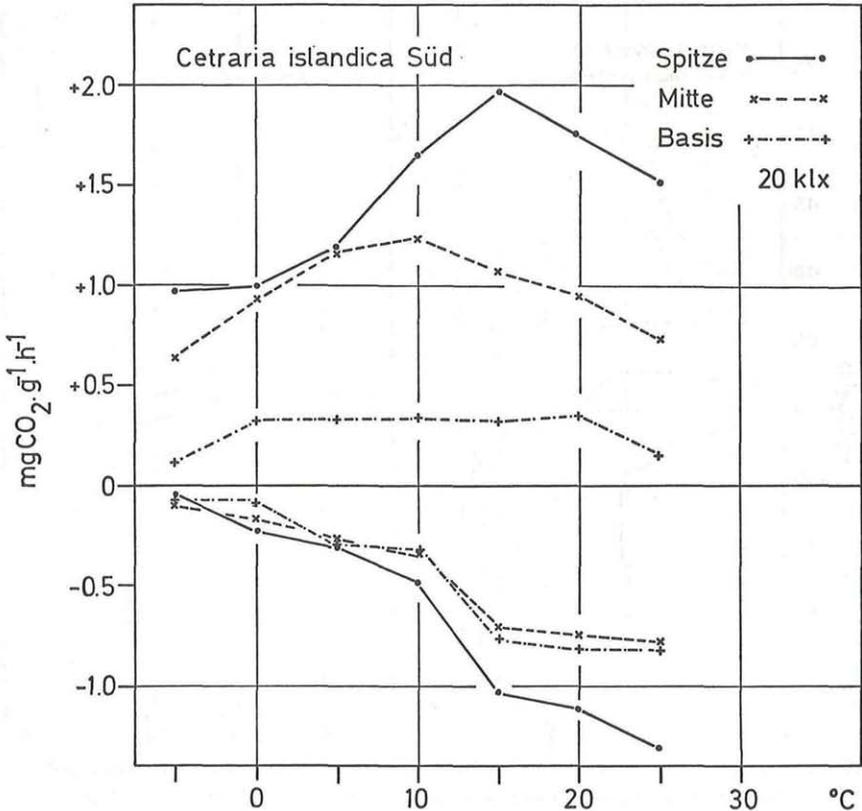


Abb. 17. *Cetraria islandica* (Süd): Temperaturabhängigkeit des CO₂-Gaswechsels (bei 20 klx) von verschiedenen Thallusabschnitten

Gaswechselaktivität auf. Das gilt sowohl für die Nettphotosynthese als auch überraschenderweise für die Dunkelatmung. Bemerkenswert ist die unterschiedliche Lage der Temperaturoptima der Nettphotosynthese: Junge Thallusloben (Spitzenteile) erreichen das Temperaturoptimum bei +15° C, der Mittelabschnitt bei 10° C, der Basalteil zeigt kein ausgeprägtes Optimum, sondern hält die Nettphotosynthese zwischen 0° C und 20° C weitgehend konstant. Die Dunkelatmungsraten der Lobenspitzen sind ebenfalls höher als jene der mittleren oder basalen Abschnitte.

Die dünnen Thallusspitzen von *Alectoria ochroleuca* (Abb. 18) erreichen weitaus höhere CO_2 -Gaswechselraten als die dicken Thallusäste. Hinsichtlich der Lichtabhängigkeit der Nettphotosynthese verhalten sich die dünnen Thallusspitzen und die dicken Thallusäste gleich. Werden die maximalen Nettphotosyntheseraten bei den einzelnen Lichtintensitäten in Beziehung zu den maximalen Photosyntheseraten bei 30 klx gesetzt

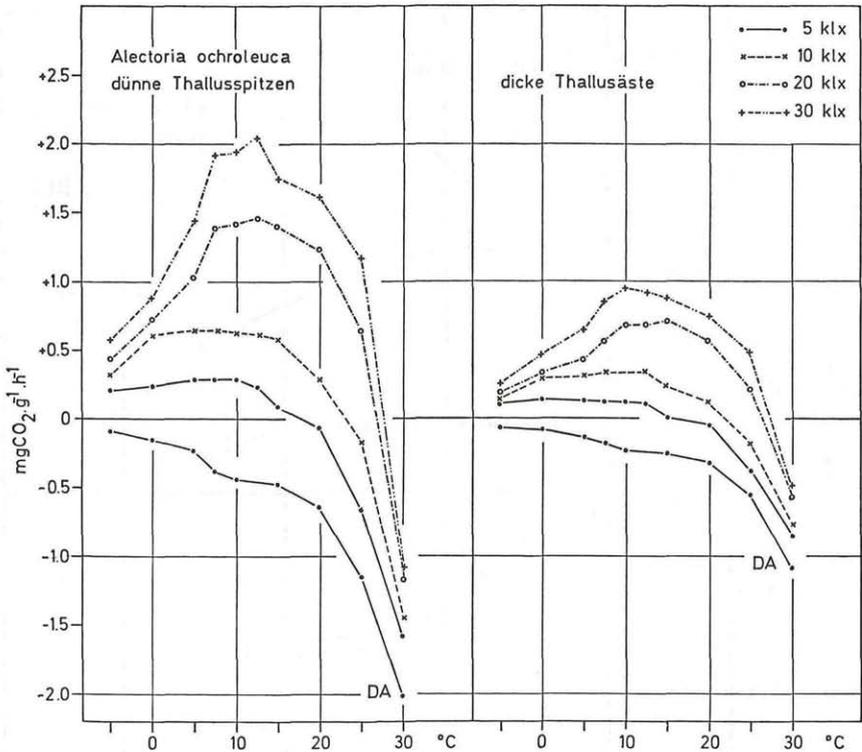


Abb. 18. *Alectoria ochroleuca*: Temperaturabhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels (bei 5; 10; 20 und 30 klx) von verschiedenen Thallusabschnitten
DA = Dunkelatmung.

und in % ausgedrückt, so ist kein wesentlicher Unterschied zwischen den Proben festzustellen. Beide Proben erreichen 5 klx ($70 \mu\text{E}$) 15%, bei 10 klx ($130 \mu\text{E}$) 31% usf. der maximalen Nettphotosyntheseraten bei 30 klx ($420 \mu\text{E}$). Auch die Dunkelatmungsraten der dünnen Thallusspitzen sind höher als die der dicken Thallusäste.

4. Diskussion

Die vorliegenden Untersuchungen über den CO_2 -Gaswechsel verschiedener subalpiner Flechten aus dem Alpenraum zeigen deutlich die

Anpassung der photosynthetischen Aktivität an kühle Temperaturen. Das Temperaturoptimum und das Temperaturmaximum der Nettphotosynthese liegen in Bereichen, die z. B. auch LANGE 1962, 1965a, EICKMEIER & ADAMS 1973, SCHUMM 1975 für alpine, LANGE & KAPPEN 1972 für antarktische KALLIO & HEINONEN 1971 und LARSON & KERSHAW 1975a, b für arktische bzw. subarktische Flechten fanden. Die subalpinen Flechten erreichen unter dem Gefrierpunkt beträchtliche Nettphotosyntheseraten, die ihnen im Winter eine positive Stoffbilanz gewährleisten. Wenn auch das Temperaturminimum der apparenten CO_2 -Aufnahme nicht bestimmt wurde, läßt ein Vergleich der vorliegenden Temperaturkurven der Nettphotosynthese mit denen von LANGE 1965a an alpinen Flechten gewonnenen Daten den Schluß zu, daß das Temperaturminimum der Nettphotosynthese bei Temperaturen von -10°C und darunter liegen kann, da die hier untersuchten Flechten bei -5°C noch relativ hohe CO_2 -Aufnahme zeigen. Im Vergleich mit Flechten aus Wüstengebieten (LANGE 1969) oder aus der warm temperierten Zone im Südosten Nordamerikas (LECHOWICZ & ADAMS 1979) steigen die Dunkelatemungsraten der subalpinen Flechten oberhalb von 15 bis 20°C steil an (siehe auch LANGE 1965a).

Die maximalen absoluten Nettphotosyntheseraten der subalpinen Flechten liegen zwischen 1,2 (*Cetraria nivalis*) und 1,7 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (*Alectoria ochroleuca*) bei optimalen Temperatur-, Feuchte- und Lichtbedingungen. Diese Werte sind im Vergleich zu Ergebnissen, die an gleichen Flechtenarten aus alpinen, subarktischen und arktischen Gebieten gewonnen wurden, relativ hoch, wobei die Nettphotosyntheseraten in weiten Bereichen variieren. BLISS & HADLEY 1964 fanden bei alpinen Proben von *Cetraria islandica* und *C. nivalis* Werte von etwa $0,30 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, LARSON & KERSHAW 1975a bei *Alectoria ochroleuca* aus subarktischen Bereichen $0,5 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ und LARSON & KERSHAW 1975b bei *Cetraria nivalis* $0,52 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Ähnliche Photosyntheseraten ($0,3 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) geben auch KALLIO & HEINONEN 1971 und KALLIO & KÄRENLAMPI 1976 für *Cetraria nivalis* aus arktischen Gebieten Finnlands an.

SCHUMM 1975 stellte an gut entwickelten Proben von *Cetraria nivalis* aus den Alpen maximale Nettphotosyntheseraten von $1,7 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. MOSER & NASH 1978 ermittelten bei Freilanduntersuchungen an Proben von *Cetraria cucullata* in Alaska Nettphotosynthesewerte bis $2 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Eine hohe Photosynthesekapazität wird als eine Anpassung an kurzzeitige tägliche oder jährliche Perioden der photosynthetischen Aktivität angesehen (LANGE 1969, LANGE *et al.* 1970a, b). *Alectoria ochroleuca* und Proben von *Cetraria cucullata*, die die extrem windgefügten, xerofrigiden Standorte auf der Bergkuppe besiedeln, weisen auch die höchsten durchschnittlichen Photosyntheseraten auf. Die Photosyntheseleistungen von Flechten, die einen längeren Zeitraum unter einer Schneedecke vor Aus-

trocknung geschützt sind (z. B. am Süd- und Nordabfall der Bergkuppe) sind geringer.

Die Fähigkeit von *Cladonia rangiferina*, auch bei höheren Temperaturen noch eine positive Stoffbilanz zu erreichen — die Temperaturobergrenze der Nettphotosynthese liegt bei dieser Flechte höher als bei den anderen untersuchten Flechten — ist offensichtlich eine allgemein vorhandene Eigenschaft dieser Flechtenart. So fanden z. B. ADAMS 1971 und BÜTTNER 1971 den oberen Temperaturkompensationspunkt von *Cladonia rangiferina* zwischen 32 und 35° C. LANGE 1965b stellte eine irreversible Schädigung der Photosynthesefähigkeit dieser Flechte nach einstündiger Erwärmung in feuchtem Zustand auf 40° C fest; die Temperaturen, bei denen andere Flechtenarten irreversibel geschädigt werden, liegen tiefer.

Die jahreszeitlichen Schwankungen der Photosynthesekapazität können mit Schwankungen des Chlorophyllgehalts in Zusammenhang gebracht werden, da der Chlorophyllgehalt der Flechten im Jahresverlauf unterschiedlich hoch sein kann (VERSEGHY 1972). CARSTAIRS & OECHEL 1978 fanden, daß die im Jahresverlauf auftretenden unterschiedlichen Nettphotosyntheseraten nicht mit dem Chlorophyllgehalt korrelierbar sind. Für eine Klärung der Frage nach den Ursachen der jahreszeitlichen Schwankungen der Photosynthesekapazität sind weitere Untersuchungen über den Chlorophyllgehalt und die Zahl der Flechtenalgen notwendig.

Für die Beurteilung der Photosynthesekapazität muß in Betracht gezogen werden, an welchen Thallusabschnitten die Messungen erfolgen. Denn innerhalb der Flechtenthalli ist ein Gradient der CO₂-Gaswechsellaktivität vorhanden, wie die Versuche mit *Cetraria islandica* und *Alectoria ochroleuca* zeigen. Im Falle der blättrigen, aufrecht wachsenden *Cetraria islandica* sind die Spitzenabschnitte die photosynthetisch aktivsten Teile, auch die Dunkelatemungsrate dieser Abschnitte ist höher als die der basalwärts liegenden. Die erhöhte photosynthetische Aktivität der jungen, spitzenwärts gelegenen Thallusabschnitte, die auch die größte Wachstumsaktivität aufweisen, ist sicherlich auf den höheren Chlorophyllgehalt dieser Thallusteile zurückzuführen. KÄRENLAMPI 1970 stellte fest, daß die Thallusspitzen von *Cladonia alpestris* über den höchsten Chlorophyllgehalt verfügen, KERSHAW 1975 weist darauf hin, daß die Algen derselben Flechtenart an der Basis absterben. CARSTAIRS & OECHEL 1978 und MOSER & NASH 1978 fanden ebenfalls die höchsten Nettphotosynthese- und Dunkelatemungsraten in den Thallusspitzen von *Cladonia alpestris* bzw. *Cetraria cucullata*. Nach ERTL 1951 ist der relative Lichtgenuß der Flechtenalgen in den Spitzenteilen von *Cetraria islandica* höher als in den Basalteilen. Die erhöhten Dunkelatemungsraten der jungen Thallusabschnitte sind vorerst überraschend, da der Anteil des Mycobionten im Verhältnis zum Phycobionten in den Spitzenabschnitten etwas geringer ist als in den Mittel- und Basalteilen der Thalli wie die Untersuchungen über den Chlorophyllgehalt von KÄRENLAMPI 1970 zeigen. Es ist jedoch sehr wahrscheinlich, daß ent-

sprechend der geringen photosynthetischen Aktivität des Phycobionten in den Mittel- und Basalabschnitten dem Mycobionten eine geringere Menge an photosynthetisch gebildeten Kohlenhydraten (z. B. Zuckeralkohole) zur Verfügung stehen, sodaß die Respiration, die zum größten Teil auf den Pilzpartner zurückzuführen ist, vermindert wird.

Eine Klärung der Frage, warum das Temperaturoptimum der jüngeren Thallusteile von *Cetraria islandica* in einem etwas höheren Temperaturbereich liegt als von den mittleren, ist aus den vorliegenden Untersuchungen nicht möglich.

Der Lichtkompensationspunkt der Nettphotosynthese aller hier untersuchten subalpinen Flechten liegt — gemessen bei 10° C und optimalem Wassergehalt — bei relativ hohen Lichtintensitäten (2,5 bis 4,5 klx). Wie bereits erwähnt, sinkt die Lichtintensität, bei der der Kompensationspunkt erreicht wird, im allgemeinen mit einer Erniedrigung der Temperatur ab (vgl. STALFELT 1960, LANGE 1969, SCHUMM 1975, KALLIO & KÄREN-LAMPI 1976). Dies gilt sicher auch für die subalpinen Flechten, da beispielsweise bei -5° C oder 0° C und einer Lichtintensität von 5 klx relativ hohe Nettphotosyntheseraten im Vergleich zu höheren Lichtintensitäten erreicht werden. Bei Flechten, die bevorzugt auf der Nordseite der Gipfelregion wachsen (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria islandica* Nord), werden die Lichtkompensationspunkte bei geringeren Lichtintensitäten erreicht als bei Flechten, die von der Bergkuppe (*Alectoria ochroleuca*) oder der Südseite (*Cetraria islandica* Süd, *C. cucullata*, *Cladonia rangiferina*) stammen. *Cetraria islandica* zeigt große intraspezifische Unterschiede hinsichtlich der Lichtabhängigkeit der Nettphotosynthese, während die CO₂-Aufnahme in bezug auf die Temperatur gleich verläuft. Ähnlich hohe Lichtkompensationspunkte von Flechten aus alpinen bzw. subalpinen Bereichen fanden BLISS & HADLEY 1964 und EICKMEIER & ADAMS 1973. Flechten aus tieferen Lagen erreichen den Lichtkompensationspunkt bei geringeren Lichtintensitäten, wie z. B. BÜTTNER 1971 an Proben von *Cetraria islandica* (660 lx), *Cetraria ericetorum* (750 lx) und *Cladonia rangiferina* (620 lx, alle gemessen bei 15° C) fanden.

Die Lichtsättigung der Nettphotosynthese von Flechten, die die stärker sonnenexponierten Standorte besiedeln (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *C. islandica* Süd, *Cladonia rangiferina*) liegt bei höheren Lichtintensitäten (25—40 klx) als von Flechten in der Nordexposition (15—20 klx; *Cetraria islandica* Nord, *C. nivalis*, *Thamnolia vermicularis*). Die hohen Lichtintensitäten, bei denen *Alectoria ochroleuca* die Lichtsättigung der Nettphotosynthese erreicht, stehen in Zusammenhang mit der hohen Einstrahlung, der diese Flechten am Wuchsort auch im Winter ausgesetzt sein können, da der Standort zumeist vom Schnee freigelegt ist.

Die Sonnen- und Schattenformen von *Cetraria islandica* (Süd bzw. Nord) verhalten sich hinsichtlich des photosynthetischen Leistungsver-

mögens und der photosynthetischen Reaktionen auf die Temperatur gleich, die Lichtabhängigkeit der photosynthetischen CO₂-Bindung ist intraspezifisch sehr variabel. So liegen der Lichtkompensationspunkt und die Lichtsättigung der Nettphotosynthese der Schattenformen bei etwa 2 klx bzw. 10 klx, der Sonnenform bei 3,5 bzw. 25 klx. Dieser Unterschied ist auf die verschiedenartige Pigmentierung der Flechten zurückzuführen. Die Oberrinde der Sonnenformen ist dunkelbraun gefärbt, jene der Schattenformen hellbraun, sodaß unter gleichen Beleuchtungsbedingungen im ersteren Fall weniger, im letzteren mehr Licht zu den Flechtenalgen dringt. Wie ERTL 1951 feststellte, ist der relative Lichtgenuß von Flechtenalgen in Sonnenformen derselben Flechtenart geringer als in Schattenformen; die Lichtdurchlässigkeit der Rindenschichten von *Cetraria islandica* wird mit ansteigender Höhenlage im Gebirge geringer.

Sicherlich können auch unterschiedliche Konzentrationen an Flechtenstoffen und Plastidenpigmenten die photosynthetische Reaktion auf die Lichtintensität beeinflussen. So fand z. B. RUNDEL 1969, daß der Usninsäuregehalt von *Cladonia subtenuis* an Schattenstandorten geringer ist als in Sonnenstandorten. Die Usninsäure, die in Form von Kristallen an der Oberfläche angelagert ist, setzt die Lichtintensität im Flechtenthallus herab und bietet so den empfindlichen Flechtenalgen Schutz vor zu hoher Einstrahlung (vgl. auch RUNDEL 1978). Der Chorophyll- und Carotinoidgehalt der Schattenformen ist höher als in den Sonnenformen (RUNDEL 1972). Zwar enthält *Cetraria islandica* keine Usninsäure (vgl. CULBERSON 1969, 1970) es kann aber angenommen werden, daß die dunkle Pigmentierung der Sonnenexemplare ebenfalls einen Schutz der Flechtenalgen vor zu hohen, schädigenden Lichtintensitäten darstellt.

Die subalpinen Flechten zeigen bei hohen Lichtintensitäten keine Anpassung der photosynthetischen Reaktion an höhere Temperaturen infolge der jahreszeitlich bedingten Temperaturschwankungen. In dieser Hinsicht unterscheiden sich die subalpinen Flechten wesentlich von Flechten aus arktischen oder subarktischen Gebieten.

So stellten KERSHAW 1975, LARSON & KERSHAW 1975a, b an Flechten der arktischen Tundra (*Alectoria ochroleuca*, *A. nitidula* und *Cetraria nivalis*) und CARSTAIRS & OECHEL 1978 an *Cladonia alpestris* aus Nordostkanada fest, daß eine photosynthetische Anpassung an die in den Jahreszeiten herrschenden Temperaturen erfolgen kann. Diese photosynthetische Anpassung äußert sich in einer Verschiebung des Temperaturoptimums der Nettphotosynthese in höhere (bei hoher Lichtintensität) bzw. niedrigere (bei geringen Lichtintensitäten) Temperaturbereiche unter optimalen Feuchtebedingungen. Die absoluten Nettphotosyntheseraten bleiben unter Optimalbedingungen weitgehend unverändert (LARSON & KERSHAW 1975a), ebenso die Temperaturabhängigkeit der Dunkelatmung. Das Temperaturoptimum von *Alectoria ochroleuca* und *Cetraria nivalis* aus arktischen Gebieten kann sich im Jahresverlauf beispielsweise zwischen

21° C im Sommer und 7° C im Herbst bewegen (LARSON & KERSHAW 1975a, b). Einen noch größeren Schwankungsbereich des Temperatur-optimums im jahreszeitlichen Wechsel fand KERSHAW 1977a bei Proben von *Peltigera polydactyla* aus gemäßigten Zonen Kanadas, und zwar zwischen 5° C und 35° C. Diese Temperaturanpassung der Photosynthese kann innerhalb von wenigen Tagen erfolgen (KERSHAW 1977b).

Das Fehlen der Anpassung der photosynthetischen Reaktionen an höhere Temperaturen in den subalpinen Flechten ist leicht erklärbar, wenn man den Jahresgang der Temperaturmaxima und -minima der arktischen und der subalpinen Standorte vergleicht. In den arktischen Gebieten treten im Untersuchungszeitraum von Mitte Juni bis Mitte September keine Fröste auf, die durchschnittlichen Tagestemperaturen liegen zeitweise weit über dem Gefrierpunkt (LARSON & KERSHAW 1975a). Wie aus Abb. 1 zu ersehen ist, können am Standort in der subalpinen Stufe auch in den Sommermonaten Fröste auftreten. CERNUSCA 1976 stellte in gleicher Seehöhe im Alpengarten auf dem Patscherkofel bei Innsbruck im Meßjahr 1972 in einem *Loiseleuria*-Bestand von Anfang Juni bis Ende September an 24 Tagen Temperaturminima unter dem Gefrierpunkt fest. Es ist anzunehmen, daß die Flechten bei Schönwetterlagen in den Sommermonaten auf der Bergkuppe und am Südfall des Ochsenkopfes zumeist in den frühen Morgenstunden, während derer die Temperaturen noch niedrig sind, photosynthetisch aktiv sind. Die zunehmende Einstrahlung bedingt im Tagesverlauf eine starke Erwärmung der Flechtenthalli, sodaß sie rasch austrocknen und der CO₂-Gaswechsel weitgehend inaktiviert wird. Die Temperatur der Flechtenthalli kann unter diesen Bedingungen weit über der Lufttemperatur liegen (z. B. LANGE 1953, 1972 und KERSHAW & FIELD 1975).

Schlechtwetterlagen sind zumeist mit niedrigen Temperaturen und infolge der Bewölkung mit geringen Lichtintensitäten gekoppelt. Bei geringen Lichtintensitäten erreichen die Flechten zwar niedrigere Netto-photosyntheseraten, sie können aber infolge der günstigeren Feuchteverhältnisse längere Zeit photosynthetisch aktiv sein, sodaß eine positive Stoffbilanz gewährleistet ist. Eine Anpassung der photosynthetischen Aktivität an höhere Temperaturen wäre ökologisch wenig sinnvoll, da die Flechten die Zeitabschnitte, in denen höhere Temperaturen herrschen, wegen der Austrocknung in einer physiologisch inaktiven Phase überdauern.

Im Gegensatz dazu bringt die Anpassung der Photosynthese an niedrige Temperaturen (um den Gefrierpunkt) bei geringen Lichtintensitäten in den Wintermonaten für die Flechten ökologische Vorteile. Der Lichtkompensationspunkt der photosynthetischen CO₂-Aufnahme wird bei Verringerung der Temperatur zu niedrigeren Lichtintensitäten verschoben. Wie die vorliegenden Untersuchungen zeigen, sind die absoluten Netto-photosyntheseraten, die bei geringen Lichtintensitäten 5 und 10 klx) und Temperaturen um den Gefrierpunkt und darunter gemessen werden, zum

Herbsttermin zumeist höher als zum Sommertermin, auch das Temperatur-optimum der Nettophotosynthese ist in niedrige Temperaturbereiche verschoben. Dies kann sicherlich auch für die Wintermonate angenommen werden. Die zum Sonnenaufgang herrschenden geringen Lichtintensitäten können von den Flechten bei niedrigen Temperaturen sofort für die CO₂-Assimilation genutzt werden. Da sich auch im Winter die Flechtenthalli an den vom Schnee freigelegten Standorten weit über ihre Umgebungstemperatur erwärmen können, trocknen sie bei Schönwetterlagen schnell aus. Die photosynthetisch aktive Phase ist also auch hier nur kurz. Dies gilt vor allem für jene Flechten, die die windoffene Bergkuppe besiedeln. Wie weit die Anpassung der Photosynthese an tiefe Temperaturen bei niedrigen Lichtintensitäten für Flechten, die an länger schneebedeckten Standorten vorkommen, von Bedeutung ist, geht aus den vorliegenden Untersuchungen nicht hervor. Eine Beantwortung dieser Frage ist nur durch Untersuchungen der mikroklimatischen Verhältnisse zu allen Jahreszeiten direkt an den Standorten möglich. Bemerkenswert ist jedoch, daß Proben von *Cetraria islandica* vom Nordabfall des Ochsenkopfes, der den ganzen Winter über schneebedeckt ist, diese Anpassung nicht zeigen. Sicherlich sind diese Flechten unter einer Schneedecke nicht so tiefen Temperaturen ausgesetzt wie an den windgelegten Standorten. Eine Anpassung an tiefe Temperaturen böte keinen ökologischen Vorteil, da die Flechten unter einer dicken Schneedecke infolge zu geringer Lichtintensitäten zu keiner apparenten Photosynthese befähigt sind.

5. Danksagung

Dem Fonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung bin ich für die großzügige Sachbeihilfe, durch die die Durchführung dieser Arbeit ermöglicht wurde, zu größtem Dank verpflichtet.

6. Literatur

- ADAMS M. S. 1971. Temperature response of carbon dioxide exchange of *Cladonia rangiferina* from the Wisconsin Pine Barrens, and comparison with an alpine population. — Amer. Midl. Natur. 86: 224—227.
- BERTSCH A. 1966. Über den CO₂-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. — Planta 68: 157—166.
- BLISS L. C. & HADLEY E. B. 1964. Photosynthesis and respiration of alpine lichens. — Amer. J. Bot. 51: 870—874.
- BÜTNER R. 1971. Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie des Gasstoffwechsels bei einigen Strauchflechten. — Flora 160: 72—99.
- CARSTAIRS A. G. & OECHEL W. C. 1978. Effects of several microclimatic factors and nutrients on net carbon dioxide exchange in *Cladonia alpestris* (L.) RABH. in the subarctic. — Arct. Alp. Res. 10: 81—94.
- CERNUSCA A. 1976. Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. — Oecol. Plant. 11: 71—102.

- CULBERSON C. F. 1969. Chemical and botanical guide to lichen products. — The University of North Carolina Press.
- 1970. Supplement to "Chemical and botanical guide to lichen products". — *Bryologist* 73: 177—377.
- EICKMEIER W. G. & ADAMS M. S. 1973. Net photosynthesis and respiration of *Cladonia emocyna* (ACH.) NYL. from the Rocky mountains and comparison with three eastern alpine lichens. — *Amer. Midl. Natur.* 89: 58—69.
- ERTL L. 1951. Über die Lichtverhältnisse in Laubflechten. — *Planta* 39: 245—270.
- GANNUTZ T. P. 1967. Effects of environmental extremes on lichens. — *Société Botanique de France, Colloque sur les Lichens*: 169—179.
- HARRIS G. P. 1971. The ecology of corticolous lichens. II. The relationship between physiology and environment. — *J. Ecol.* 59: 441—452.
- KALLIO P. & HEINONEN S. 1971. Influence of short-term low temperature on net photosynthesis in some subarctic lichens. — *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 8: 63—72.
- & KÄRENLAMP L. 1976. Photosynthesis in mosses and lichens. In: COOPER J. P. (edt.) *Photosynthesis and productivity in different environments*. — London, pp.: 393—423.
- KAPPEN L. & LANGE O. L. 1972. Die Kälteresistenz einiger Makrolichenen. — *Flora* 161: 1—29.
- KÄRENLAMP L. 1970. Distribution of chlorophyll in the lichen *Cladonia alpestris*. — *Rep. Kevo Subarctic Res. Stat.* 7: 1—8.
- KERSHAW K. A. 1975. Studies on lichen-dominated systems. XIV. The comparative ecology of *Alectoria nitidula* and *Cladonia alpestris*. — *Can. J. Bot.* 53: 2608—2613.
- 1977a. Physiological-environmental interactions in lichens. II. The pattern of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* (L.) WILLD. var. *praetextata* (FLOERKE in SOMM.) HUE, and *P. polydactyla* (NECK.) HOFFM. — *New Phytol.* 79: 377—390.
- 1977b. Physiological-environmental interactions in lichens. III. The rate of net photosynthetic acclimation in *Peltigera canina* (L.) WILLD. var. *praetextata* (FLOERKE in SOMM.) HUE, and *P. polydactyla* (NECK.) HOFFM. — *New Phytol.* 79: 391—402.
- & FIELD G. F. 1975. Studies on lichen-dominated systems. XV. The temperature and humidity profiles in a *Cladonia alpestris* mat. — *Can. J. Bot.* 53: 2614—2620.
- & LARSON D. W. 1974. Studies on lichen-dominated systems. IX. Topographic influences on microclimate and species distribution. — *Can. J. Bot.* 52: 1935—1945.
- LANGE O. L. 1953. Hitze- und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung. — *Flora* 140: 39—97.
- 1962. Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 75: 351—352.
- 1965a. Der CO₂-Gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. — *Planta* 64: 1—19.
- 1965b. Der CO₂-Gaswechsel von Flechten nach Erwärmung im feuchten Zustand. — *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 78: 441—454.

- 1966. CO₂-Gaswechsel der Flechte *Cladonia alpicornis* nach langfristigem Aufenthalt bei tiefen Temperaturen. — Flora Abt. B. 156: 500—502.
- 1969. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. I. CO₂-Gaswechsel von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY unter kontrollierten Bedingungen im Laboratorium. — Flora, Abt. B. 158: 324—359.
- 1972. Flechten — Pionierpflanzen in Kältewüsten. — Umschau 72: 650—654.
- & KAPPEN L. 1972. Photosynthesis of lichens from Antarctica. — Antarctic Research Series, Vol. 20: 83—95. Washington, D. C.: AGU.
- & METZNER H. 1965. Lichtabhängiger Kohlenstoff-Einbau in Flechten bei tiefen Temperaturen. — Naturwissenschaften 52: 191.
- SCHULZE E.-D. & KOCH W. 1970a. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (DEL.) BORY am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. — Flora 159: 38—62.
- SCHULZE E.-D. & KOCH W. 1970b. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Flechten der Negev-Wüste. III. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von Krusten- und Blattflechten am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenperiode. — Flora 159: 525—538.
- LARSON D. W. & KERSHAW K. A. 1975a. Studies on lichen-dominated systems. XIII. Seasonal and geographical variation of net CO₂ exchange of *Alectoria ochroleuca*. — Can. J. Bot. 53: 2598—2607.
- & KERSHAW K. A. 1975b. Acclimation in arctic lichens. — Nature 254: 421—423.
- LECHOWICZ M. J. 1978. Carbon dioxide exchange in *Cladonia* lichens from subarctic and temperate habitats. — Oecologia (Berl.) 32: 225—237.
- & ADAMS M. S. 1974. Ecology of *Cladonia lichens*. II. Comparative physiological ecology of *C. mitis*, *C. rangiferina*, and *C. uncialis*. — Can. J. Bot. 52: 411—422.
- & ADAMS M. S. 1979. Net CO₂ exchange in *Cladonia* lichen species endemic to southeastern North America. — Photosynthetica 13: 155—162.
- MOSER T. J. & NASH T. H. 1978. Photosynthetic patterns of *Cetraria cucullata* (BELL.) ACH. at Anaktuvuk Pass, Alaska. — Oecologia (Berl.) 34: 37—43.
- RUNDEL P. W. 1969. Clinal variation in the production of usnic acid in *Cladonia subtenuis* along light gradients. — Bryologist 72: 40—44.
- 1972. CO₂ exchange in ecological races of *Cladonia subtenuis*. — Photosynthetica 6: 13—17.
- 1978. The ecological role of secondary lichen substances. — Biochem. System. Ecol. 6: 157—170.
- SCHUMM F. 1975. Beiträge zur Photosyntheseleistung der Flechten und ihre Eignung als Maß zur Indikation der Immissionsbelastung der Luft. — Dissertation Hohenheim.
- STALFELT M. G. 1960. Flechten und Moose. In: RUHLAND W. (Hrg.): Handbuch der Pflanzenphysiologie Bd. 5, Teil 2, pp. 364—375.
- VERSEGHY K. 1972. Saisonale Veränderung des Chlorophyllgehaltes einiger xerothermen Flechtenarten. — Bot. Közlem, 59: 109—117.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: [21_2](#)

Autor(en)/Author(s): Türk Roman

Artikel/Article: [Laboruntersuchungen über den CO₂-Gaswechsel von Flechten an den mittleren Ostalpen, I. 203-234](#)