

Phyton (Horn, Austria)	Vol. 30	Fasc. 2	247-264	20. 12. 1990
------------------------	---------	---------	---------	--------------

Untersuchungen zum Chlorophyllgehalt einiger subalpiner Flechtenarten

von

Anna STROBL und Roman TÜRK*)

Mit 10 Abbildungen

Eingelangt am 11. Dezember 1989

Key words: lichens, subalpine region, chlorophyll content, carotenoid content, number of algal cells, seasonal variation.

Summary

STROBL A. & TÜRK R. 1990. Investigations on the chlorophyll content of some subalpine lichens. – *Phyton* (Horn, Austria) 30 (2): 247–264, 10 figures. – German with English summary.

The amount of chloroplast pigments, the number of symbiotic algae, as well as the proportion of the diameters of the thallus to the medulla were investigated in the subalpine lichens *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladonia mitis*, and *Pseudevernia furfuracea*. The results demonstrated, that there are different contents of chlorophyll and different seasonal patterns of pigment concentration depending on the species investigated. Lichens with higher pigment contents showed more distinctive seasonal variation. Among the species investigated *P. furfuracea* had the highest chlorophyll concentrations, *C. mitis* the lowest. Sun and shade populations of *C. islandica* exhibited marked differences in their pigment content: sun populations had a chlorophyll content more than 440% of that found in the shade populations.

The number of lichen algae varied during the vegetation period. Such variation could not be correlated with the changes of pigment content. In sun and shade populations the number of symbiotic algae did not differ significantly in *C. islandica*. This indicates that a lower light intensity does not induce a wider algal layer but an increased chlorophyll concentration.

The width of the algal layer does not alter according to seasonal patterns or ecotype (sun and shade populations). The increased number of algal cells is packed in a denser, not a wider medullar layer.

*) Prof. Dr. R. TÜRK, A. STROBL, Institut für Pflanzenphysiologie, Universität Salzburg, Hellbrunner Straße 34, A-5020 Salzburg (Austria).

Zusammenfassung

STROBL A. & TÜRK R. 1990. Untersuchungen zum Chlorophyllgehalt einiger subalpiner Flechtenarten. – *Phyton* (Horn, Austria) 30 (2): 247–264, 10 Abbildungen. – Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Die Flechtenarten *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladonia mitis* und *Pseudevernia furfuracea* wurden auf ihren Pigmentgehalt, die Anzahl ihrer symbiontischen Algen, sowie die Relation von Thallusdurchmesser: Markschrift hin untersucht. Die vorliegenden Ergebnisse lassen auf artspezifische Unterschiede im Chlorophyllgehalt und auf eine unterschiedliche saisonale Rhythmik desselben schließen. Jahreszeitliche Schwankungen sind deutlicher bei Arten mit generell höherem Pigmentgehalt erkennbar. Den höchsten Chlorophyllgehalt, bezogen auf das Trockengewicht, weist *P. furfuracea* auf, den geringsten *C. mitis*. Die Sonnen- und Schattenformen von *C. islandica* unterscheiden sich stark im Pigmentgehalt. In der Sonnenform wurden Chlorophyllwerte gemessen, die um über 440% höher als die der Schattenform sind.

Die Zahl der Flechtenalgen schwankt im Jahresverlauf. Diese Variationen können aber nicht mit den Veränderungen im Chlorophyllgehalt korreliert werden. Die Algenzahl der beiden untersuchten Ökotypen (Sonnen- und Schattenform) von *C. islandica* ist annähernd gleich. Die höhere Lichtintensität scheint aber keine massivere Ausbildung der Algenschrift zu induzieren, wohl aber Unterschiede in den Chlorophyllkonzentrationen.

1. Einleitung

Saisonale Schwankungen des Gehalts an Photosynthese-Pigmenten in Flechten sind schon seit den Untersuchungen von WILHELMSEN 1959 bekannt, der bei *Peltigera canina*, *Hypogymnia physodes* und *Xanthoria parietina* fand, daß der Pigmentgehalt im Sommer nur die Hälfte bis ein Drittel des Herbst-/Winterwertes erreicht. Für einige xerotherme Flechtenarten sind ebenfalls saisonale Veränderungen des Chlorophyllgehalts belegt (VERSEGHY 1972).

Ob derartige saisonale Schwankungen auch für Arten aus dem subalpinen Lebensraum feststellbar sind, soll in der vorliegenden Arbeit an vier Flechtenarten näher untersucht werden. Ergänzend werden mengenmäßige Bestimmungen des Phycobionten angestellt; die Algenzahl wird ermittelt, um eventuelle Zusammenhänge zwischen Chlorophyllgehalt und Zellzahl herzustellen. Im weiteren sind zur Frage der Anordnung der Flechtenalgen im Thallus Querschnitte vermessen worden, um die Relation Medulla zu Rinde näher zu beleuchten. Dieses Verhältnis soll Auskunft darüber geben, ob die Stärke der Algenschrift saisonal variiert.

2. Material und Methode

2.1 Material und Standort

Vier verschiedene subalpine Flechtenarten [*Alectoria ochroleuca* (HOFFM.) MAS-SAL., *Cetraria islandica* (L.) ACH., *Cladonia mitis* SANDST., *Pseudevernia furfuracea* (L.) ZOPF] wurden während einer Vegetationsperiode im Abstand von ein bis zwei

Wochen in ca. 1850 m Seehöhe, etwa 500 m südlich des im Bundesland Salzburg (Österreich) zwischen Mühlbach und Dienten am Hochkönig gelegenen Kollmanns-eggs gesammelt. Von *Cetraria islandica* wurde eine (stärker grün gefärbte) Schattenform am 19. Juli 1987 in der Steiermark (Österreich) bei Oberndorf im Tragöbthal, in 680 m Seehöhe gesammelt.

2.2 Methode

2.2.1 Probennahme am Standort

Die Thalli wurden möglichst vollständig von der Basis bis zur Spitze gesammelt, sorgfältig von Verunreinigungen befreit und lufttrocken bis zur weiteren Verarbeitung, die an den Tagen unmittelbar nach der Aufsammlung erfolgte, aufbewahrt.

2.2.2 Extraktion und spektralphotometrische Messung

Pigmentbestimmungen wurden bereits von vielen Autoren beschrieben. Die Variationsbreite der Extraktionsmittel reicht von einem Gemisch aus Benzin-Benzen-Methanol (4 + 5 + 15) (WILHELMSEN 1959), über ein Einweichen der Thalli in 80% Pyridin und nachfolgende Extraktion mit Methanol (HILL & WOOLHOUSE 1966), Extraktion mit Methanol in verschiedenen Konzentrationen (BERG 1975, HOLDEN 1976, MEEKS 1974) bis zu Aceton in verschiedenen Konzentrationen (ARNON 1949, VERSEGHY 1972, MEEKS 1974, ECKL 1978, PFEIFHOFER 1982, URBACH & al. 1983 u. a.).

Einige Autoren weisen darauf hin, daß eine Chlorophyllextraktion aus Algen mit Aceton aus unbekanntem Gründen nicht vollständig durchgeführt werden kann (HILL & WOOLHOUSE 1966). Deshalb wurden in der vorliegenden Arbeit Vergleichsextraktionen mit 100% Methanol und 85% Aceton angestellt, die allerdings keine nennenswerten Unterschiede erkennen ließen.

Für die vorliegenden Untersuchungen erfolgten sowohl die Extraktion als auch die Messung möglichst rasch bei mattem Licht und kühler Temperatur. 200 bis 500 µg der lufttrockenen Flechten wurden mit 3 bis 5 g gereinigtem und geglühtem Seesand p. A. (Merck Art. 7712) und 0,1 bis 0,3 g Calciumcarbonat p. A. (Merck Art. 2066) vermischt. Unter Zusatz von flüssigem Stickstoff wurde das Probenmaterial in einem Mörser zu einem feinen, homogenen Pulver zermahlen, das rasch mit einigen Millilitern gekühltem, 85% Aceton p. A. (Merck Art. 616) bzw. 100% Methanol p. A. (Merck Art. 526) versetzt und weiter zerrieben wurde. Der entstandene Brei wurde quantitativ in Zentrifugenröhrchen überführt und bei 2000 g und 4° C 3 Minuten zentrifugiert. Der Überstand wurde dekantiert und kühl gestellt, das Pellet mit 85% Aceton bzw. 100% Methanol bis zur Farblosigkeit nachgewaschen.

Die gesammelten Überstände wurden mit dem Lösungsmittel auf ein bestimmtes Volumen aufgefüllt (meist 50 ml) und rasch danach die Absorptionswerte bei 665, 644, 452 und 538 nm in einem Spektralphotometer gemessen (URBACH & al. 1983). Die Methanol-Extrakte wurden vor der Messung auf 90% Methanol verdünnt.

Der Trübungsgrad durch Calciumcarbonatreste, die bei der Zentrifugation nicht sedimentierten, wurde bei 750 nm bestimmt. Bei dieser Wellenlänge absorbieren die Pigmente nicht mehr und der erhaltene Wert kann bei der nachfolgenden Berechnung des Pigmentgehalts subtrahiert werden (ZIEGLER & EGGLE 1965).

Berechnung des Pigmentgehalts:

Nach RÖBBELEN in 85% Aceton (URBACH & al. 1983):

Chlorophyll a	=	$10,3 \cdot A_{663}$	-	$0,918 \cdot A_{644}$	(mg · l ⁻¹)
Chlorophyll b	=	$19,7 \cdot A_{644}$	-	$3,87 \cdot A_{663}$	(mg · l ⁻¹)
Carotin (gesamt)	=	$4,76 \cdot A_{452,5}$	-	$0,226 \cdot C_{a+b}$	(mg · l ⁻¹)

Nach HOLDEN 1976 in 90% Methanol:

Chlorophyll a	=	$16,5 \cdot A_{665}$	-	$8,3 \cdot A_{650}$	(mg · l ⁻¹)
Chlorophyll b	=	$33,8 \cdot A_{650}$	-	$12,5 \cdot A_{665}$	(mg · l ⁻¹)

Die auf diese Weise errechneten Werte wurden auf das Trockengewicht der Flechten nach einer 24stündigen Trocknung bei 105° C bezogen.

Unterschiede in der Methodik finden sich auch bei der Auswahl der Reagentien zum Schutz des Chlorophylls. ECKL 1978 verwendet 5 mM Tris-Puffer, um die saure Zellsaftkomponente abzupuffern. In der vorliegenden Arbeit wurde Calciumcarbonat gewählt, das von URBACH & al. 1983 sowie PFEIFHOFER 1982 vorgeschlagen wird. ZIEGLER & EGGLE 1965 empfehlen Magnesiumcarbonat. Für die untersuchten Flechtenarten zeigten Vergleichsmessungen mit Tris-Puffer und Calciumcarbonat, daß der Phaeophytinwert mit Calciumcarbonat geringer ausfällt als mit Tris-Puffer.

2.2.3 Bestimmung der Algenzahl und Messung der Dicke einzelner Thallusschichten

Die Algenzahl wurde nach der Methode von HILL & WOOLHOUSE 1966 und HARRIS 1971 nach Homogenisierung mit 5% Chromtrioxid p. A. (Merck Art. 229) ermittelt. 0,033 g lufttrockenes Flechtenmaterial der Thallusspitzen wurde mit 2 ml 5% Chromtrioxidlösung über Nacht inkubiert. Das Mazieren erfolgte in einem Glashomogenisator von Hand. Die Suspension wurde mit Aqua bidest. auf 5 ml aufgefüllt und zur Zählung der Algenzellen auf ein Neubauer-Haemocytometer aufgebracht. Die ermittelten Werte wurden auf Algenzellen pro Gramm Trockengewicht bezogen. Pro Sammeltag und Species wurden jeweils Doppelproben angesetzt.

Um die Methode abzusichern, wurde das obige Verfahren mit 10% Kalilauge (Kaliumhydroxid-Plättchen p. A. Merck Art. 5033) anstelle des Chromoxids wiederholt. Bei dieser Methode sind die Algen farblich besser erkennbar, was die Zählung erleichtert. Allerdings führte das Homogenisieren nicht bei allen Arten zu zufriedenstellenden Ergebnissen. So blieben z. B. bei Proben von *Pseudevernia furfuracea* und *Cetraria islandica* oftmals dichte Zellhaufen erhalten, die die Zählung der Algen erschwerten.

Zur Feststellung der Dicke der einzelnen Thallusschichten wurden mit einem Mikrotom 25 µm dicke Querschnitte hergestellt. Aus mindestens fünf Schnitten wurde das Verhältnis von Thallusquerschnitt zu Algenschichtdicke berechnet.

2.2.4 Statistische Auswertung und Graphik

Die Auswertung erfolgte mit dem Computerprogramm SPSS* (SPSS Inc. Chicago). Die graphischen Darstellungen basieren auf Anwendungen des Programmes SPSS Graphics (SPSS Inc. Chicago). Die Kurven durch die Meßwerte sind Interpolationen mit einem leichten Glättungsfaktor. Mittelwerte sind mit den dazugehörigen ± Standardabweichungen angegeben.

3. Ergebnisse

3.1 Vergleich verschiedener Thallusabschnitte

Analog zu den Ergebnissen von KÄRENLAMPÍ 1970 für *Cladonia alpestris* wurde festgestellt, daß die apikalen Abschnitte von *Cetraria islandica* und *Cladonia mitis* höhere Pigmentkonzentrationen (bezogen auf das Trockengewicht) enthalten als die basalen (Abb. 1). *Alectoria ochroleuca* zeigt eine Steigerung des Chlorophyllgehalts in den fein verästelten Nebenzweigen gegenüber den dickeren Hauptästen mit ihrer geringeren Oberfläche. Lichtmikroskopisch lassen sich auch anatomische Unterschiede feststellen: in den Hauptstämmchen befindet sich im Zentrum des Marks eine Aussparung. Die Algenschicht liegt als Ring an der Innenseite der Rinde auf. Die feinen, jungen Nebenäste hingegen sind völlig von der Medulla ausgefüllt.

Wie die Abb. 1 zeigt, hat die epiphytische *Pseudevernia furfuracea* in den dicht isidiösen Thalluszentren höhere Pigmentwerte als in den reich verzweigten, aber relativ glatten Lobenenden, an denen die Oberflächenvergrößerung durch Isidien noch sehr gering ist.

3.2 Vergleich von Sonnen- und Schattenform

Für *Cetraria islandica* wurden vergleichende Messungen zwischen den sonnenexponierten, dunkel gefärbten Exemplaren vom Standort zwischen Mühlbach und Dienten/Hkg., sowie einer Probe aus einem Fichtenwald bei Oberndorf/Stmk. durchgeführt. In Abb. 2 sind die beiden Ökotypen einander gegenübergestellt.

Die Schattenform fällt bereits durch ihre grüne Färbung der Oberseite auf. Ihr Chlorophyllgehalt ist mit durchschnittlich $0,96 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG bedeutend höher als der der Sonnenform mit durchschnittlich $0,25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG. Diese Pigmentanreicherung dient vermutlich der Kompensation des standortbedingten Lichtmangels.

Ähnliche Resultate haben HILL & WOOLHOUSE 1966, BERG 1975, MACFARLANE & al. 1983, LEGAZ & al. 1986 und VELLY & LECLERC 1987 beim Vergleich von Sonnen- und Schattenform verschiedener Flechtenspecies erhalten.

Für viele Flechtenarten wird die Algenzahl der Schattenform als über denjenigen der Sonnenform liegend angegeben (MACFARLANE & al. 1983, HILL & WOOLHOUSE 1966, HARRIS 1971). Für *Cetraria islandica* hingegen zeigt Abb. 2, daß beide Ökotypen annähernd die gleiche Zelldichte aufweisen. Die Markschiicht weist bei beiden Formen die gleiche Mächtigkeit auf.

3.3 *Pseudevernia furfuracea*

3.3.1 Der Pigmentgehalt im Verlauf der Vegetationsperiode

Der Chlorophyllgehalt der epiphytischen *Pseudevernia furfuracea* schwankt im Jahresverlauf zwischen $0,31 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG und $1,48 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG,

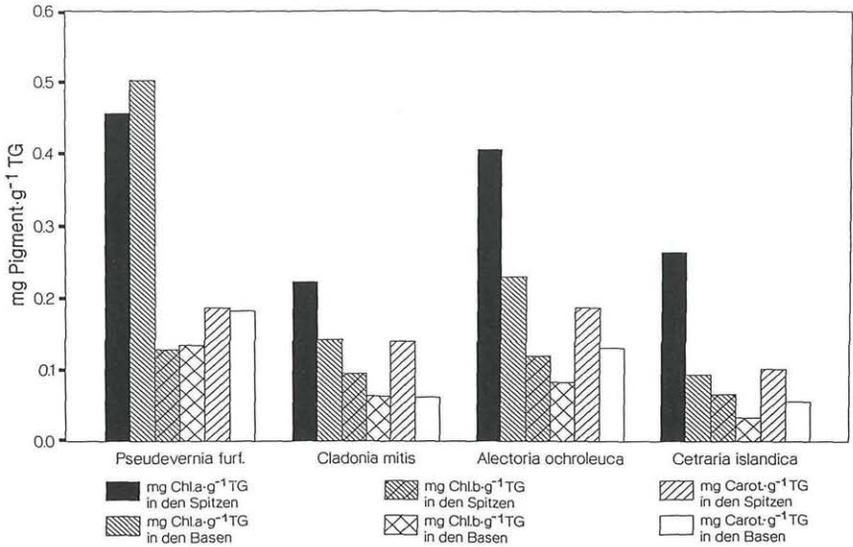


Abb. 1: Pigmentgehalte verschiedener Thallusabschnitte von *Pseudevernia furfuracea*, *Cladonia mitis*, *Alectoria ochroleuca* und *Cetraria islandica*. Die Kategorie „Spitzen“ umfaßt die Thallusspitzen von *P. furfuracea*, *C. mitis* und *C. islandica*, sowie die feinen Nebenäste von *A. ochroleuca*. In der Kategorie „Basen“ wurden die basalen Thallusabschnitte bei *C. mitis* und *C. islandica*, die Thalluszentren bei *P. furfuracea* und die Hauptäste bei *A. ochroleuca* untersucht.

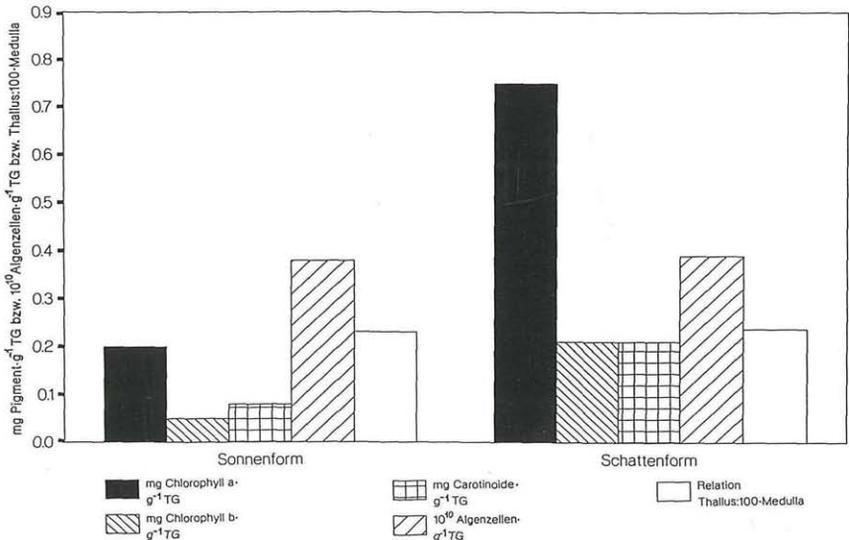


Abb. 2: Gegenüberstellung einer Sonnen- und einer Schattenform von *Cetraria islandica*. Die Meßwerte stammen aus im Juli gesammelten Proben.

wobei eine aufsteigende Tendenz mit den höchsten Werten in Herbst und Winter festgestellt werden kann (Abb. 3). Die Schwankungsbreite der Einzelmessungen ist beträchtlich, was vermutlich auf die große Heterogenität der Flechtenpopulation zurückzuführen ist.

3.3.2 Zahl der Flechtenalgen im Jahresverlauf und Verhältnis von Lobus- zu Markdurchmesser

Um ein Homogenisieren von *P. furfuracea* zu ermöglichen, wurden die Thalli mit 10% Kalilauge bzw. 5% Chromtrioxid vorbehandelt. Bei Verwendung von Kalilauge ist die Zählbarkeit der symbiontischen Algen dieser Flechte geringer als mit Chromtrioxid. Der Grund dafür liegt darin, daß mit Chromtrioxid ein gleichmäßigeres Homogenat hergestellt werden kann. Für weitere Berechnungen wurden deshalb nur diese Werte verwendet. Der Jahresmittelwert der Algenzellen liegt bei $4,7 \cdot 10^8 \pm 1,1 \cdot 10^8$ Algen $\cdot g^{-1}$ TG. Während des saisonalen Verlaufs kann die Zellzahl auf das Doppelte des Minimalwertes ansteigen (Abb. 4).

Die Diskrepanz der Werte aus den beiden verschiedenen Methoden ist weniger auf die Methodik als vielmehr auf die starken Schwankungen der Algenzahl in den einzelnen Thalli zurückzuführen. Für die Relation von Thallusquerschnitt zu Algenschicht ergibt sich ein Jahresmittel von $6,8 \pm 1,8$ (Abb. 4).

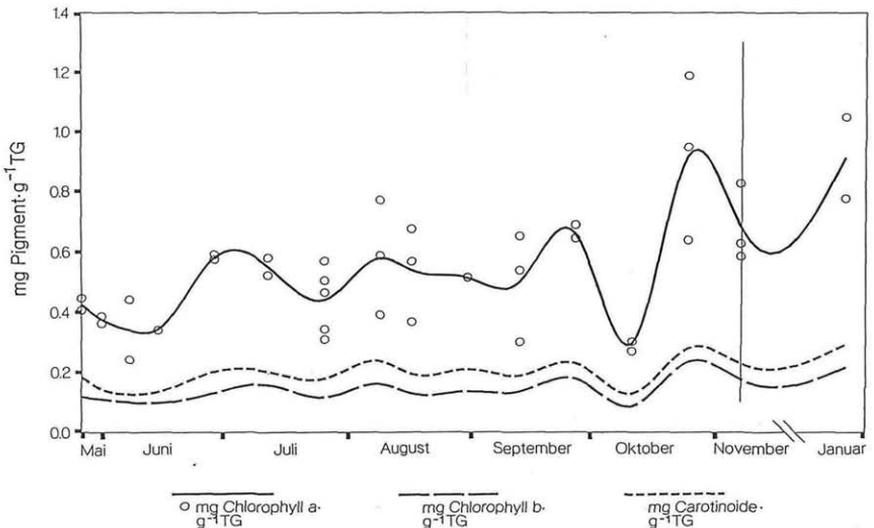


Abb. 3: Pigmentgehalt von *Pseudevernia furfuracea* von Mai 1987 bis Jänner 1988.

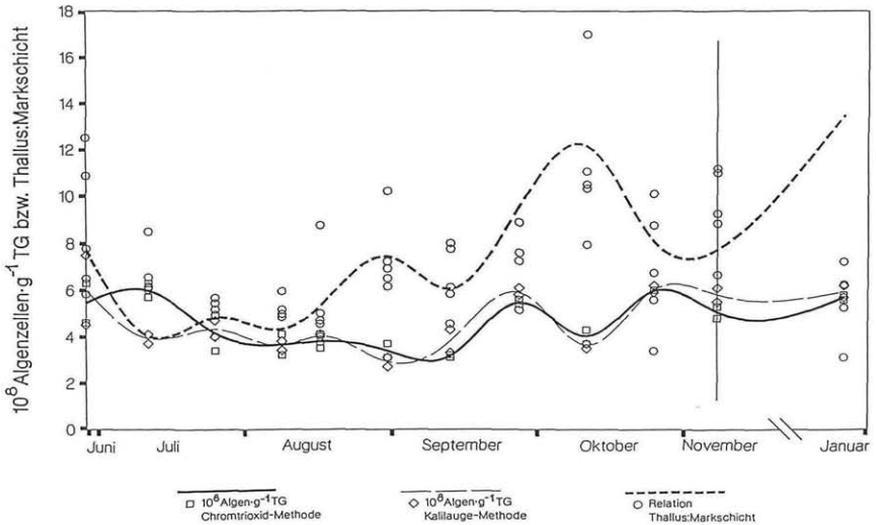


Abb. 4: Zahl der Algenzellen und Relation von Thallusdurchmesser zu Algenschicht bei *Pseudevernia furfuracea* im Jahresverlauf.

3.3.3 Korrelation von Algenzahl, Dicke der Algenschicht und Pigmentgehalt

Zu den Änderungen im Pigmentgehalt lassen sich keine Verbindungen mit der Anzahl der Flechtenalgen herstellen. Der Pearson'sche Korrelationskoeffizient für diese beiden Parameter ist 0,47. Die Signifikanz P beträgt nur 0,02. Ähnliches gilt für die Abhängigkeit der Dicke der Algenschicht und die Algenzahl: der Korrelationskoeffizient beträgt 0,13 ($P = 0,69$). Diese Werte deuten auf sehr schwache bis fehlende Korrelation hin. Die Massenvergrößerung des Phycobionten bei einem Anstieg der Algenzahl resultiert in einer dichteren Packung der Algenschicht, die bei geringerer Zellzahl aufgelockert erscheint.

3.4 *Cladonia mitis*

3.4.1 Der Pigmentgehalt im Verlauf der Vegetationsperiode

Cladonia mitis weist, verglichen mit den übrigen untersuchten Arten, die geringsten Pigmentkonzentrationen (bezogen auf das Trockengewicht) auf. Im saisonalen Verlauf schwankt der Chlorophyllgehalt zwischen 0,16 und 0,75 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG. Die Streuungen der Meßwerte gleichen Sammeldatums sind infolge der Heterogenität der Flechte sehr hoch. Die Vergleichsmessungen vom 11. Juli 1987 haben beispielsweise eine größere Schwankungsbreite als der Differenzwert zwischen Minimum und Maximum des gesamten Kurvenverlaufes (Abb. 5).

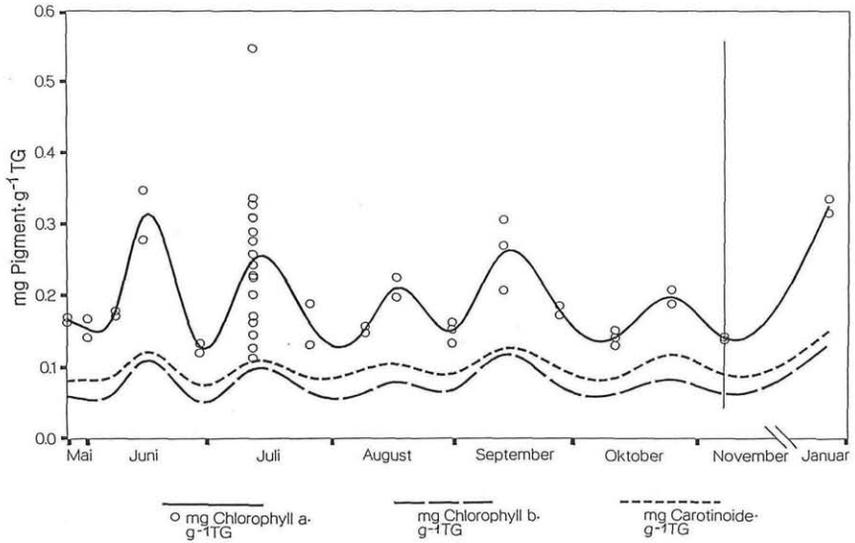


Abb. 5: Pigmentgehalt von *Cladonia mitis* von Mai 1987 bis Jänner 1988.

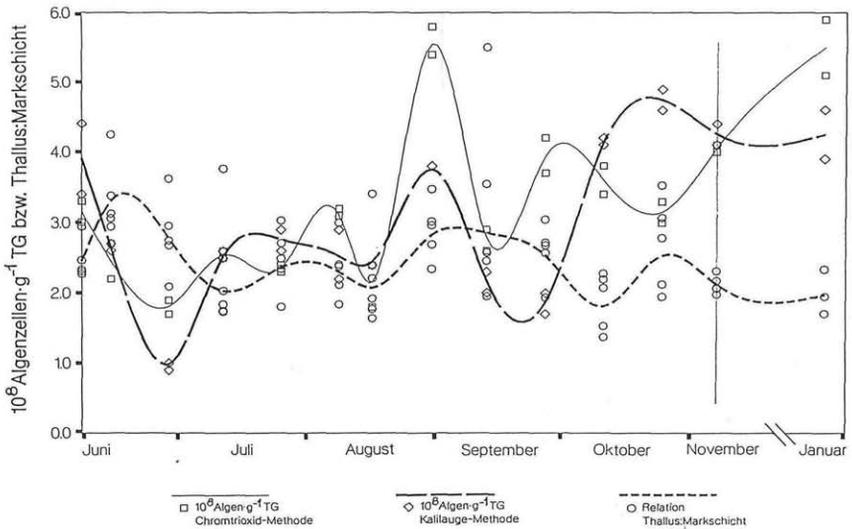


Abb. 6: Zahl der Algenzellen und Relation von Thallusdurchmesser zu Algenschnitt bei *Cladonia mitis* im Jahresverlauf.

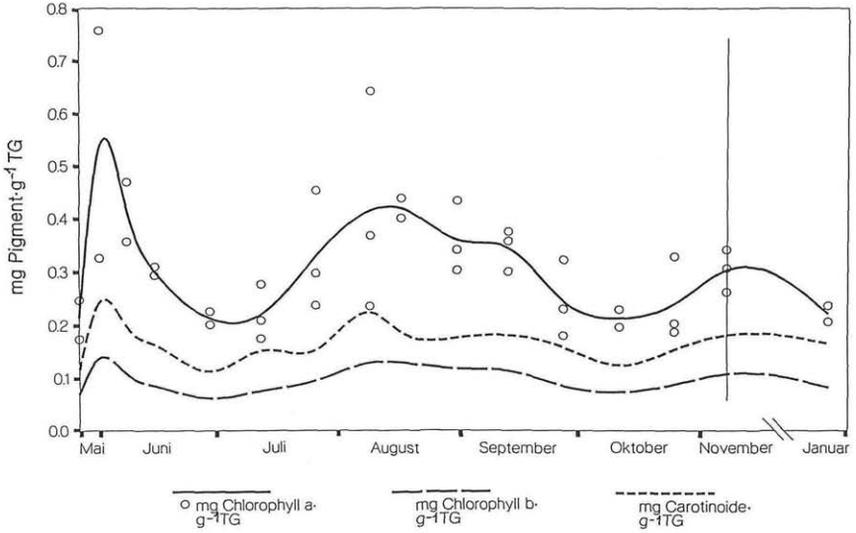


Abb. 7: Pigmentgehalt von *Alectoria ochroleuca* von Mai 1987 bis Jänner 1988.

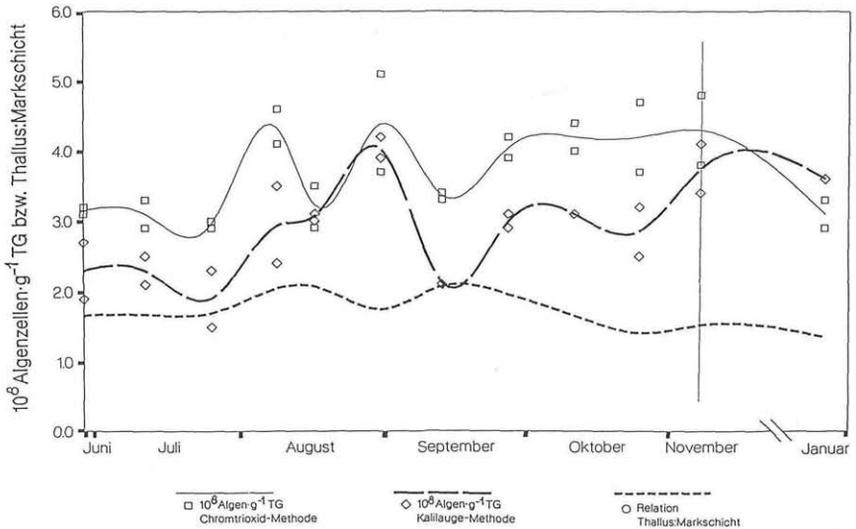


Abb. 8: Zahl der Algenzellen und Relation von Thallusdurchmesser zu Algenschnitt bei *Alectoria ochroleuca* im Jahresverlauf.

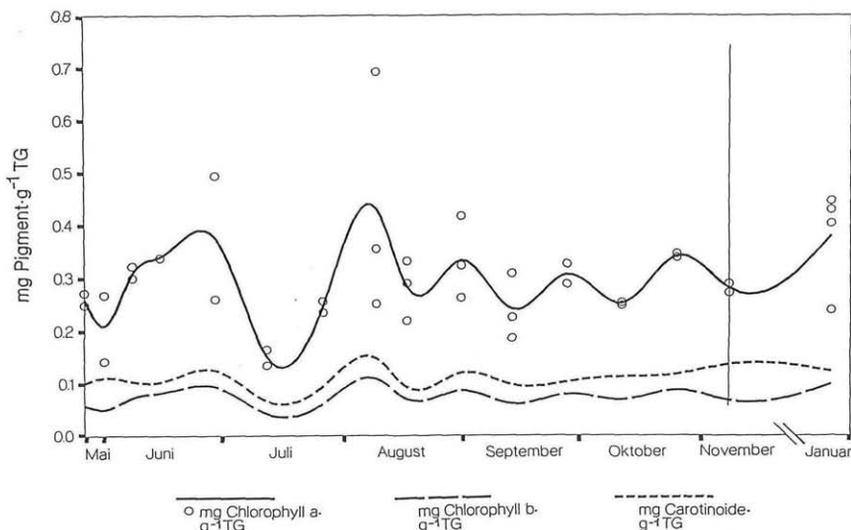


Abb. 9: Pigmentgehalt von *Cetraria islandica* von Mai 1987 bis Jänner 1988.

3.4.2 Zahl der Flechtenalgen im Jahresverlauf und Verhältnis von Thallus- zu Markdurchmesser

Auch bei *C. mitis* divergieren die ermittelten Zellzahlen aus den beiden angewandten Methoden der Algenzahlbestimmung (Abb. 6). Bessere Zählbarkeit liegt hier bei Aufschluß mit Kalilauge vor, weshalb für weitere Berechnungen von Korrelationen nur diese Ergebnisse berücksichtigt werden. Im Jahresdurchschnitt wurden $3,1 \cdot 10^8 \pm 1,1 \cdot 10^8$ Algen · g⁻¹ TG gezählt, wobei die Diskrepanz zwischen Minimal- und Maximalwert im Jahresverlauf das Fünffache des tiefsten Wertes beträgt (Abb. 6). Das Thallus : Medulla-Verhältnis pendelt ganzjährig nur gering um einen Mittelwert von $2,4 \pm 0,4$.

3.4.3 Korrelation von Algenzahl, Dicke der Algensicht und Pigmentgehalt

Die Pearson'schen Korrelationskoeffizienten (r) sowie deren Signifikanzen (P) lassen keine Zusammenhänge zwischen Chlorophyllgehalt und Algenzahl (Korrelationskoeffizient $r = 0,13$, $P = 0,52$) oder Algenzahl und Dicke der Marksicht ($r = -0,38$, $P = 0,18$) zu.

3.5 *Alectoria ochroleuca*

3.5.1 Der Pigmentgehalt im Verlauf der Vegetationsperiode

Die Chlorophyllwerte der an den Windkanten vorkommenden *Alectoria ochroleuca* haben eine jahreszeitliche Schwankungsbreite von einem Maxi-

malwert von $0,97 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG bis zu einem Minimalwert von $0,23 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG. Abgesehen von leicht erhöhten Werten im zeitigen Frühjahr und im Hochsommer treten nur geringe Variationen im Pigmentmuster auf (Abb. 7).

3.5.2 Zahl der Flechtenalgen im Jahresverlauf und Verhältnis von Thallus- zu Markdurchmesser

Werden die Flechtenalgenzahlen über den Untersuchungszeitraum hin gemittelt, ergibt sich ein durchschnittlicher Wert von $2,9 \cdot 10^8 \pm 0,7 \cdot 10^8$ Algen $\cdot \text{g}^{-1}$ TG. Im Jahresverlauf zeigt der Phycobionat von *A. ochroleuca* Schwankungen um das 2,8fache (Abb. 8).

Aus Abb. 8 geht hervor, daß die Kurven der beiden Aufschlußmethoden einander – grob besehen – in ihrem Verlauf gleichen. Ein Vorbehandeln der Flechte mit Kalilauge bietet eine bessere Ausgangsbasis für die nachfolgende Zählprozedur. Die Ergebnisse aus diesem Verfahren werden deshalb den Werten aus der Chromtrioxid-Methode vorgezogen. Das Verhältnis Lobusdurchmesser : Medulla wird für die untersuchte Periode in Abb. 8 wiedergegeben. Ihr Jahresmittelwert liegt bei $1,7 \pm 0,3$.

3.5.3 Korrelation von Algenzahl, Dicke der Algenschicht und Pigmentgehalt

Berechnungen des Pearson'schen Korrelationskoeffizienten ergaben für die Parameter Chlorophyllgehalt, und Anzahl der Algenzellen einen Wert von $r = 0,07$ ($P = 0,74$). Die Algenzahl korreliert mit dem Verhältnis von Thallusdurchmesser zu Markdicke mit $r = -0,10$ ($P = 0,76$). Das deutet auf keine Verknüpfungen der untersuchten Faktoren hin.

3.6 *Cetraria islandica*

3.6.1 Der Pigmentgehalt im Verlauf der Vegetationsperiode

Für den Jahresgang der Pigmentkonzentrationen von *Cetraria islandica* konnte eine Schwankungsbreite von $0,86$ bis $0,17 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG festgestellt werden. Die saisonalen Unterschiede sind gering. Im Hochsommer und im Winter ist eine Tendenz zu erhöhten Chlorophyllwerten erkennbar (Abb. 9).

3.6.2 Zahl der Flechtenalgen im Jahresverlauf und Verhältnis von Lobus- zu Markdurchmesser

Die Algenzahl zeigt bei *C. islandica* große saisonale Schwankungen (Abb. 10). Da die Chromtrioxid-Methode das Mazerieren des Gewebes erleichtert, sind die Zählergebnisse aus diesem Verfahren jenen der Kalilauge-Methode vorzuziehen. Der Jahresmittelwert der Algenzellen beträgt $3,8 \cdot 10^8 \pm 1,1 \cdot 10^8$ Algen $\cdot \text{g}^{-1}$ TG. Die Relation Thallusdurchmesser : Medulla ist in Abb. 10 wiedergegeben. Wie bei den übrigen hier untersuchten Flechtenarten bietet sich ein saisonal kaum verändertes Bild. Der Jahresmittelwert der Relation liegt bei $2,6 \pm 0,6$.

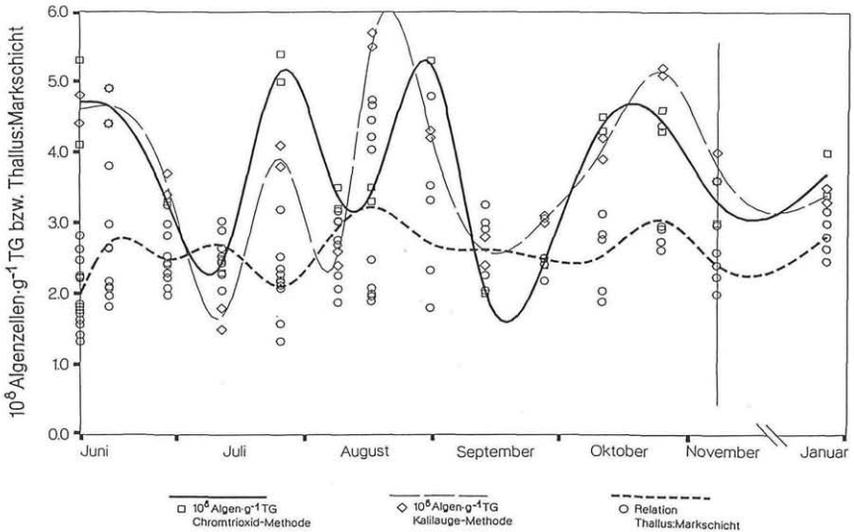


Abb. 10: Zahl der Algenzellen und Relation von Thallusdurchmesser zu Algenschnitt bei *Cetraria islandica* im Jahresverlauf.

3.6.3 Korrelation von Algenzahl, Dicke der Algenschnitt und Pigmentgehalt

Der Pearson'sche Korrelationskoeffizient für die Anzahl der Algenzellen und den Pigmentgehalt von *C. islandica* beträgt $r = 0,09$ ($P = 0,64$). Auch für die Zahl der symbiontischen Algen und die Dicke der Algenschnitt im Thallus ist r mit $-0,14$ ($P = 0,58$) sehr gering. Koppelungen der untersuchten Faktoren aneinander können somit ausgeschlossen werden.

4. Diskussion

Die Untersuchungen dieser Arbeit haben ergeben, daß es bei den überprüften subalpinen Flechten artspezifische Unterschiede in den saisonal bedingten Veränderungen der Pigmentkonzentration gibt. In Tab. 1 werden die Jahresmittel der Pigmentwerte der vier Arten gegenübergestellt.

Tabelle 1:

Jahresmittelwerte der Pigmentkonzentrationen ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TG).

	Chl. a	Chl. b	Carotinoide
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	0,55	0,15	0,20
<i>Cladonia mitis</i>	0,21	0,08	0,10
<i>Alectoria ochroleuca</i>	0,31	0,10	0,17
<i>Cetraria islandica</i>	0,30	0,08	0,11

P. furfuracea als relativ raschwüchsige, epiphytische Art hat – verglichen mit den übrigen untersuchten Species – den höchsten Chlorophyllgehalt (bezogen auf das Trockengewicht). Das ist sicherlich auf die starke Oberflächenvergrößerung des Thallus durch dichtstehende Isidien zurückzuführen. Die Algenschicht ist als schmale Zone oberflächennahe ausgebildet. Sowohl in der Algenschicht als auch in den Isidien sind die symbiontischen Algenzellen dicht gepackt. Die Lokalisation des Phycobionten nahe an der Oberfläche gestattet optimale Ausnutzung der Lichtenergie. Den höchsten Chlorophyllgehalt erreicht *P. furfuracea* im Herbst und im Winter.

Nur geringe Schwankungen treten bei den übrigen untersuchten Arten auf. Dies ist möglicherweise auf ihren generell niedrigeren Pigmentgehalt zurückzuführen. *C. mitis* und *C. islandica* haben sehr ähnliche jahreszeitliche Rhythmen. Bei ihnen folgt auf einen zu Beginn des Frühlings tiefen Wert ein schwaches Maximum um den Sommerbeginn. Eine Abnahme des Chlorophyllgehalts im Spätherbst wird gefolgt von erhöhten Pigmentkonzentrationen im Winter. Bei *A. ochroleuca* als Besiedler windexponierter Standorte treten im zeitigen Frühjahr und im Hochsommer schwache Chlorophyllmaxima auf. Deutlicher erkennbar ist die Tendenz zu einer Pigmentanreicherung im Winter.

In den Flechten *Peltigera canina*, *Hypogymnia physodes* und *Xanthoria parietina* ist der Chlorophyllgehalt im Sommer geringer als im Winter (WILHELMSSEN 1959). Diese Tatsache liegt nach den vorliegenden Ergebnissen nur für *Pseudevernia furfuracea* vor. Zwar finden sich bei den übrigen Arten auch Schwankungen im Pigmentgehalt um das zwei- bis dreifache des Minimalwertes, doch die Maxima der Pigmentkonzentration liegen nicht in allen Fällen in den Herbst- und Wintermonaten. Zudem wird ein Jahresgang infolge der geringen Menge der Farbstoffe weniger deutlich. Für *Cladonia convoluta*, die ebenfalls nur spärliche Chlorophyllgehalte aufweist (Chlorophyll a im Jahresmittel: ca. $0,34 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ TG}$) beschreibt VERSEGHY 1972 sehr unregelmäßige monatliche Veränderungen, deren Amplitude eng begrenzt ist.

Das Schließen des Rasens in einem Brometum reduziert den Chlorophyllgehalt der Flechten (VERSEGHY 1972). Das läßt, auf den subalpinen Lebensraum übertragen, hohe Frühjahrswerte erwarten. Bei der windexponierten *Alectoria ochroleuca* ist diese Tendenz auch erkennbar. *Cetraria islandica* und im besonderen *Cladonia mitis* kommen an geschützteren Stellen vor. Sie sind meist dicht mit den höheren Pflanzen verwoben und nützen die engen Zwischenräume zwischen den Zweigen der Zwergstrauchheide. Die ausdauernde Lebensform dieser Pflanzen gewährleistet offenbar ein homogenes Mikroklima, womit ein Anhaltspunkt zur Erklärung der geringen Veränderungen des Pigmentgehaltes der Flechten gegeben ist.

Die Frage, wie weit Zusammenhänge zwischen Chlorophyllgehalt und Photosyntheserate bestehen, ist nicht einheitlich für die untersuchten Arten zu beantworten. So fanden z. B. MACFARLANE & al. 1983 für *Cladonia*

rangiferina einen Anstieg der Photosyntheserate mit höherem Chlorophyllgehalt bzw. größerer Algenzahl. CARSTAIRS & OECHEL 1978 hingegen verneinen für *Cladonia alpestris* eine Korrelation dieser Parameter. ORUS & ESTEVEZ 1984 beschreiben sogar eine gegenläufige Entwicklung der Photosyntheseaktivität und der Chlorophyllkonzentration beim Phycobionten von *Evernia prunastri*. Die Photosyntheserate bei *Alectoria ochroleuca* ist nach TÜRK 1981 im November höher als im Oktober oder August und im Mai am geringsten. Der in der vorliegenden Arbeit gemessene Chlorophyllgehalt ist jedoch Ende Mai am höchsten und im November gering. Auch bei *Cetraria islandica* kann keine Korrelation zwischen Chlorophyllgehalt und Photosyntheserate festgestellt werden. Auf fehlende Verbindungen zwischen diesen Faktoren weisen auch LEGAZ & al. 1986 bei *Cladonia verticillaris* hin. Es scheint sich hier um zwei verschiedene ökologische Strategien zu handeln. Welche der beiden angewandt wird, ist vermutlich von Art zu Art verschieden.

Entscheidend für die Entwicklung der Flechten ist auch das spezifische Mikroklima am Standort. Wie stark sie sich an das lokale Lichtmikroklima anpassen, geht aus Untersuchungen von Licht- und Schattenformen derselben Species hervor. Bei *Cetraria islandica* wurde in einer Schattenform ein Chlorophyll-a-Gehalt von über 440% der Werte einer lichtexponierten subalpinen Form ermittelt. Zu ähnlichen Resultaten sind LEGAZ & al. 1986 bei *Cladonia verticillaris* und VELLY & LECLERC 1987 bei *Peltigera praetextata* und *Peltigera canina* gekommen. BERG 1975 hat für die norwegische Vegetation nachgewiesen, daß Unterwuchspflanzen generell einen höheren Chlorophyllgehalt haben als andere Pflanzen der gleichen Art. Diese Steigerung der Pigmentkonzentration dient offensichtlich der Kompensation des geringeren Lichtangebots, um eine positive Stoffwechselbilanz aufrecht zu erhalten. Flechten sind somit sehr plastisch in ihren physiologischen Adaptationen und passen sich offensichtlich an die Lichtverhältnisse am Standort an (vgl. HARRIS 1972, ORUS & ESTEVEZ 1984).

Die Frage nach der Korrelation von Chlorophyllanstieg und Vergrößerung der Zahl der Flechtenalgen kann nicht allgemein gültig beantwortet werden. HILL & WOLLHOUSE 1966 begründen eine Steigerung des Chlorophyllgehalts zum einen mit einer Vergrößerung der Algenzahl, zum anderen mit einer erhöhten Chlorophyllkonzentration pro Algenzelle. Für die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Arten ist der Korrelationskoeffizient zwischen Algenzahl und Chlorophyllgehalt äußerst gering.

Werden die Sonnen- und die Schattenform von *Cetraria islandica* gegenübergestellt, präsentieren sich die Zählwerte der Flechtenalgen mit durchschnittlich $3,8 \cdot 10^8$ Algen $\cdot g^{-1}$ TG bei erstgenanntem Ökotyp bzw. $3,9 \cdot 10^8$ Algen $\cdot g^{-1}$ TG bei letzterem sehr einheitlich. Dies überrascht angesichts des großen Unterschiedes im Chlorophyllgehalt. LEGAZ & al. 1986 haben bei *Cladonia verticillaris* ebenfalls keine signifikanten Unterschiede in der Algenzahl von Sonnen- und Schattentyp festgestellt. Für *Xanthoria*

parietina hingegen schildern HILL & WOOLHOUSE 1966 niedrigere Algenzahlen bei lichtexponierten Exemplaren im Vergleich zu Individuen an beschatteten Standorten. Für *Parmelia sulcata*, *Hypogymnia physodes* und *Parmelia caperata* beschreibt HARRIS 1971 saisonale Variationen der Algenzahl, die in direktem Zusammenhang mit der Netto-Photosyntheserate stehen.

Unterschiede in der Thallusdicke und insbesondere im Durchmesser der Medulla betonen HILL & WOOLHOUSE 1966 für verschiedene Ökotypen (Licht- und Schattenform) von *Xanthoria parietina*. Je schattiger ein Standort ist, umso dicker wird die Algenschicht angelegt. Die Berechnungen des Verhältnisses von Thallusquerschnitt zu Markquerschnitt lassen für die Ökotypen von *Cetraria islandica* keinen nennenswerten Unterschiede erkennen. Dieses Ergebnis ist bei der annähernd gleich hohen Algenzahl der beiden Formen auch zu erwarten.

Für die untersuchten subalpinen Flechten ist es nicht möglich, anhand der gewonnenen Ergebnisse einen Zusammenhang saisonaler Schwankungen der Algenzahl und der Medullausbildung zu finden. Es erscheint als wahrscheinlich, daß die Breite der Algenschicht ganzjährig nicht verändert wird. Die saisonal größeren Algenmengen können durch dichtere Packung im lockeren Hyphengeflecht der Medulla untergebracht werden.

Die Breite der Algenschicht ist durch das Alter des jeweiligen Thallusabschnittes geprägt. Junge Flechtenteile besitzen einen größeren Markanteil (WALLNER 1979). Mit dem Markanteil erhöhen sich die Zahl der Flechtenalgen und die Chlorophyllwerte. In Übereinstimmung mit KÄRENLAMPI 1970 konnte beobachtet werden, daß die Spitzenregion die höchsten Pigmentkonzentrationen enthält.

Die Chlorophyllschwankungen der untersuchten Arten spiegeln sich nicht in Algenzahl oder Markdicke wider. Es ist deshalb anzunehmen, daß eine Erhöhung des Chlorophyllgehalts der einzelnen Algenzellen ausreichend ist, um derartige Schwankungsbreiten zu erklären. Bei Arten mit sehr starken Zunahmen der Algenzahl im Jahreszyklus ist hingegen eine periodisch dicker ausgebildete Markschrift durchaus denkbar.

Die hochplastische Organismengruppe der Flechten reagiert offensichtlich artspezifisch verschieden auf feinste Veränderungen im Mikroklima. Die ökologischen Strategien der Adaptation ermöglichen ein präzises Reagieren auf diverse Umweltstressoren und das Etablieren der optimalen Überlebenform.

Im Durchmesser der Markschrift sind keine nennenswerten saisonalen Veränderungen und keine Abweichungen im Bau bei der Sonnen- und Schattenform von *Cetraria islandica* festgestellt worden. Die periodisch größeren Algenzahlen werden durch dichtere Lagerung in einer für jede Flechtenart spezifisch breit angelegten Medulla untergebracht.

5. Literaturverzeichnis

- ARNON D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Phenoloxylase in *Beta vulgaris*. – Plant Physiol. 24: 1–15.
- BERG A. 1975. Pigment structure of vascular plants, mosses and lichens at Hardangervidda, Norway. – In: WIELGOLASKI F. E. (ed.), Fennoscandian tundra ecosystems, 1. Ecological studies 16. – Springer-Verlag, Berlin–Heidelberg–New York, pp. 216–224.
- 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, 1: 81–94.
- ECKL P. 1978. Statistische Untersuchungen über den Chlorophyllgehalt von *Hypogymnia physodes* und *Parmelia sulcata* in seiner Beziehung zur SO₂-Belastung im Stadtgebiet Salzburgs. – Unveröffentlichte Hausarbeit, Universität Salzburg, 86 pp.
- HARRIS G. P. 1971. The ecology of corticolous lichens. II. The relationship between physiology and the environment. – J. Ecol. 59: 441–452.
- 1972. The ecology of corticolous lichens. I. A simulation model of productivity as a function of light intensity and water availability. – J. Ecol. 60: 19–40.
- HILL D. J. & WOOLHOUSE H. W. 1966. Aspects of the autecology of *Xanthoria parietina* agg. – Lichenologist 3: 207–214.
- HOLDEN M. 1976. Chlorophylls. In: GOODWIN T. W. (ed.), Chemistry and biochemistry of plant pigments. 2. Aufl., 2. – Academic Press, London–New York–San Francisco, pp. 1–37.
- KÄRENLAMP I. 1970. Distribution of Chlorophyll in the lichen *Cladonia alpestris*. – Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 7: 1–8.
- LEGAZ M. E., VICENTE C., ASCASO C., PEREIRA E. C. & FILHO L. X. 1986. Pigment analysis of sun and shade populations of *Cladonia verticillaris*. – Biochem. System. Ecol. 14: 575–582.
- MACFARLANE J. D., KERSHAW K. A. & WEBBER M. R. 1983. Physiological–environmental interactions in lichens. XVII. Phenotypic differences in the seasonal pattern of net photosynthesis in *Cladonia rangiferina*. – New Phytol. 94: 217–233.
- MEEKS J. K. 1974. Chlorophylls. – In: STEWART W. D. P. (ed.), Algal physiology and biochemistry, 10. – University Carolina Press, Berkeley–Los Angeles, pp. 161–175.
- ORUS M. I. & ESTEVEZ M. P. 1984. Isolation of *Evernia prunastri* (L.) ACH. phycobiont, study of its response to climatic variables and ecological significance. – Cryptogam. Bryol. Lichenol. 5: 373–387.
- PFEIFHOFFER W. 1982. Carotinoide und Chlorophylle in Fichten- und Lärchennadeln. – Dissertation, Universität Graz, 256 pp.
- RIED A. 1960. Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. – Biol. Zbl. 79: 129–151.
- SCHUBÖ W. & UEHLINGER H.-M. 1986. SPSS*. Handbuch der Programmversion 2.2, – Gustav Fischer – Verlag, Stuttgart – New York, 659 pp.
- SPSS Inc. 1985. SPSS Graphics. – McGraw-Hill Book Company, New York etc., 305 pp.
- TÜRK R. 1981. Laboruntersuchungen über den CO₂-Gaswechsel von Flechten aus den mittleren Ostalpen. I. Die Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels epigäischer,

- subalpiner Flechten von Temperatur und Lichtintensität. – *Phyton* (Austria) 21: 203–234.
- URBACH W., RUPP W. & STURM H. 1983. Praktikum zur Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. 2. Aufl. – Georg Thieme-Verlag, Stuttgart–New York.
- VELLY P. & LECLERC J.-C. 1987. Variations in photosynthetic parameters and fluorescence patterns in *Peltigera praetextata* and *Peltigera canina*. Progress and problems in the eighties. – *Bibl. Lichenol.* 25: 331–341.
- VERSEGHY K. 1972. Saisonale Veränderungen des Chlorophyllgehalts einiger xerothermer Flechtenarten. – *Bot. Közlem* 59: 109–117.
- WALLNER U. 1979. Untersuchungen zum Wasserhaushalt einiger alpiner Flechten. – Unveröff. Hausarbeit, Universität Salzburg, 63 pp.
- WILHELMSSEN J. B. 1959. Chlorophylls in the lichens *Peltigera*, *Parmelia* and *Xanthoria*. – *Bot. Tidskr.* 55: 30–36.
- ZIEGLER R. & EGLE K. 1965. Zur quantitativen Analyse der Chloroplastenpigmente. I. Kritische Überprüfung der spektralphotometrischen Chlorophyll-Bestimmung. – *Beitr. Biol. Pflanzen* 41: 11–37.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1990

Band/Volume: [30_2](#)

Autor(en)/Author(s): Strobl Anna, Türk Roman

Artikel/Article: [Untersuchungen zum Chlorophyllgehalt einiger subalpiner Flechtenarten. 247-264](#)