

PHYTON

ANNALES REI BOTANICAE

VOL. 23. FASC. 1 PAG. 1—176 15. 2. 1983

Phyton (Austria)	Vol. 23	Fasc. 1	1—18	15. 2. 1983
------------------	---------	---------	------	-------------

Aus dem Institut für Botanik der Universität Salzburg

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

II. Die Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels epigäischer, subalpiner Flechten
und von *Pseudevernia furfuracea* vom Wassergehalt der Thalli

Von

Roman TÜRK*)

Mit 7 Abbildungen

Eingegangen am 18. 5. 1981

Key words: subalpine lichens, photosynthesis, dark respiration, water content

Summary

TÜRK R. 1983. Laboratory investigations on the CO₂ exchange of lichens from the Central Eastern Alps. II. The dependence of CO₂ exchange of terricolous subalpine lichens and of *Pseudevernia furfuracea* on the water content of thalli. — *Phyton (Austria)* 23 (1): 1—18, with 7 figures. — German with English summary.

The CO₂ gas exchange of terricolous lichens of a subalpine *Loiseleurio-Cetrarietum* community in the eastern Alps of Austria and of *Pseudevernia furfuracea* from different elevations was investigated in relation to the water content of the thalli.

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

Under optimal temperature conditions and light intensities near the saturation point for net photosynthesis subalpine epigeic lichens which have a low ability to take up water, reduce their photosynthetic rates at a high water saturation of the thalli. They show a clear moisture optimum of the apparent CO_2 uptake. Lichens which have a high ability to take up water do not reduce their photosynthetic rates as much at a high water saturation of the thalli, so that a clear moisture optimum of net photosynthesis is less apparent.

The photosynthetic reaction of *Pseudevernia furfuracea* from different elevations shows a large variability in relation to light intensity, temperature and thallus water content.

Zusammenfassung

TÜRK R. 1983. Laboruntersuchungen über den CO_2 -Gaswechsel von Flechten aus den mittleren Ostalpen. II. Die Abhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels epigäischer, subalpiner Flechten und von *Pseudevernia furfuracea* vom Wassergehalt der Thalli. Phytion (Austria) 23 (1): 1–18, mit 7 Abbildungen —. Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Es wurde der CO_2 -Gaswechsel von bodenbewohnenden Flechten eines subalpinen Loiseleurio-Cetrarietum-Bestandes in den mittleren Ostalpen und von *Pseudevernia furfuracea* aus verschiedenen Höhenstufen auf seine Abhängigkeit vom Wassergehalt der Thalli untersucht.

Unter weitgehend optimalen Temperaturbedingungen und Lichtintensitäten, die im oder nahe dem Sättigungsbereich der Nettphotosynthese liegen, schränken Flechten, die über eine geringe Wasseraufnahmefähigkeit verfügen, die photosynthetische Aktivität bei hohem Sättigungsgrad der Thalli stark ein, sodaß ein deutliches Feuchteoptimum der apparenten CO_2 -Aufnahme aufscheint. Flechten, deren Wasseraufnahmefähigkeit groß ist, schränken die photosynthetische Aktivität bei hohem Sättigungsgrad der Thalli in weitaus geringerem Ausmaß ein, die Nettphotosynthese zeigt ein wenig ausgeprägtes Feuchteoptimum.

Die photosynthetischen Reaktionen von *Pseudevernia furfuracea* aus verschiedenen Höhenstufen auf Lichtintensität, Temperatur und Wassergehalt der Thalli zeigen eine große Variabilität.

1. Einleitung

Die Beziehungen zwischen Temperatur, Lichtintensität und dem CO_2 -Gaswechsel von Flechten subalpiner Standorte aus den Ostalpen wurde in einer vorangegangenen Arbeit (TÜRK 1981) dargestellt. Die dort vorgelegten Ergebnisse spiegeln die Reaktion von Photosynthese und Dunkelatmung unter optimalen Feuchtebedingungen wider.

Neben der Temperatur und der Lichtintensität wird der CO_2 -Gaswechsel wesentlich vom Sättigungsgrad der Thalli bestimmt. Dieser ist wiederum von den Feuchteverhältnissen am Standort abhängig. In der vorliegenden Arbeit wurde der CO_2 -Gaswechsel von Flechten eines subalpinen Loiseleurio-Cetrarietum-Bestandes auf seine Abhängigkeit vom Wassergehalt der Thalli hin untersucht. Im Sammelgebiet (Ochsenkopf

im Hundsteinmassiv bei Zell am See) sind die Feuchteverhältnisse am Gipfel und an den Graten entsprechend der Exposition und dem Relief sehr unterschiedlich (vgl. Beschreibung bei TÜRK 1981). Es stand die Frage im Mittelpunkt, ob inter- und intraspezifische Unterschiede in den Reaktionsmustern des CO₂-Gaswechsels von Flechten, die ein buntes Mosaik von Polstern im Loiseleurio-Cetrarietum-Bestand und in den angrenzenden Flächen bilden, in bezug auf den Wassergehalt der Thalli existieren. Im Fall von *Pseudevernia furfuracea* wurden die Reaktionsmuster von Proben aus unterschiedlichen Höhenlagen untersucht.

2. Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial des Loiseleurio-Cetrarietum-Bestandes wurde am 15. August 1979 auf dem Ochsenkopf (Hundsteinmassiv bei Zell am See; Beschreibung des Sammelortes siehe TÜRK 1981) 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 mitis</i> SANDST.	Nordhang
<i>Cl. rangiferina</i> (L.) WIGG.	Südhang
<i>Thamnomia vermicularis</i> (SW.) ACH. ex SCHAER.	Nordhang

Pseudevernia furfuracea (L.) ZOPF ist einer der häufigsten epiphytischen Flechten mit einem sehr großen Verbreitungsgebiet. Sie ist in allen Höhenstufen bis in die alpine Stufe anzutreffen und variiert je nach den Standortbedingungen sehr stark in ihrer Form. Das Material wurde von folgenden Orten entnommen:

1. Fürstenbrunn, Weg zum Untersberg, in 800 m Seehöhe von *Larix europaea* in einem dichten Wald am Nordhang des Untersberges. Diese Flechten, die auf Seitenästen der Kronenregion wuchsen, hatten fein zerteilte, zarte, schmallobige und isidienreiche Thalli, die strauchförmig von der Unterlage abstanden (Sammeldatum: 18. 6. 1979).

2. Untersberg, Plateau, Salzburger Hochthron, in 1800 m Seehöhe von *Pinus mugo*. Die Thalli, die auf den Hauptästen von *Pinus mugo* wuchsen, waren blattförmig ausgebildet, nur vereinzelt war strauchförmiger Wuchs festzustellen, indem kleine Lobenenden in die Höhe ragten. Der Querschnitt der Thalli war ungefähr doppelt so dick wie von der oben beschriebenen Probe (Sammeldatum: 18. 6. 1979).

3. Gurktaler Alpen, Kärnten, Nockgebiet, Erlacher Hütte, in 1600 m Seehöhe von *Larix europaea*, lichtreicher Wald. Die Flechten wuchsen auf den unteren Seitenästen, waren in der Wuchsform ähnlich den Proben,

die aus 800 m Seehöhe am Untersberg wuchsen, die Loben waren jedoch breiter und die Thalli gerigfügg dicker (Sammeldatum: 9. 7. 1979).

Über die Aufbewahrung der Flechten und die Messung des CO₂-Gaswechsels siehe TÜRK 1981.

Der Wassergehalt der Flechtenthalli wurde gravimetrisch bestimmt und auf das Trockengewicht der Proben bezogen. Dazu wurden etwa 500 mg lufttrockenes Probenmaterial von jeder Flechtenart für 10 Minuten in Aqua dest. eingetaucht, anschließend in ihrer natürlichen Lage zwischen Gitter aus Silberdraht, deren Gewicht bekannt war, eingeklemmt. Im Anschluß daran erfolgte die erste Gewichtsbestimmung. Die Gitter mit den Flechtenproben wurden auf den Plexiglasbänkchen (s. o.) befestigt und für die CO₂-Gaswechselfmessung in die Küvetten eingebaut. Im weiteren Verlauf dieser Versuche wurde das Gewicht der in den Gittern befestigten Flechtenproben nach je zwei Stunden Lichtphase und je einer Stunde Dunkelphase so lange bestimmt, bis der CO₂-Gaswechsel infolge der Trockenheit der Thalli zum Erliegen kam. Die rel. Luftfeuchtigkeit des in die Küvetten einströmenden Luftstromes wurde durch eine Kältefalle geregelt und betrug 40%.

Die Messungen des CO₂-Gaswechsels der subalpinen, epigäischen Flechten erfolgten bei 10° C und 5 bzw. 20 klx (entsprechend 68 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$ bzw. 260 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{sec}^{-1}$), von *Pseudevernia furfuracea* bei Temperaturen von 5°, 10°, 15°, 20° und 25° C und den oben angegebenen Lichtintensitäten.

3. Ergebnisse

3.1. Subalpine Strauchflechten

Die Sättigungsgewichte der einzelnen Flechtenarten sind nach 10-minütigem Eintauchen in Aqua dest. sehr unterschiedlich. Da die Menge des an der Oberfläche der Thalli anhaftenden Wassers kaum exakt kontrollierbar ist, sind die Sättigungsgewichte der bei unterschiedlichen Lichtintensitäten untersuchten Flechten nicht einheitlich. Dennoch lassen sich die Obergrenzen der Wasseraufnahmefähigkeit klar erkennen. Die geringste Wasseraufnahmefähigkeit von etwa 190% des Trockengewichtes besitzt *Alectoria ochroleuca* (Abb. 1), etwas mehr Wasser vermögen *Thamnolia vermicularis* (240%), *Cetraria islandica* Nord (230%), *C. islandica* Süd (260%) aufzunehmen (Abb. 2). Der Sättigungswassergehalt der unbereinigten Thalli von *Cladonia mitis* und *C. rangiferina* (Abb. 3) liegt bei ca. 310%, von *Cetraria ericetorum* bei 350% des Trockengewichtes (Abb. 4). Das höchste Wasseraufnahmevermögen zeigen *Cetraria nivalis* (410%) und die röhrenförmig eingebogenen Thalli von *C. cucullata* (440%), zwischen denen sich viel Wasser an der Thallusoberfläche halten kann (Abb. 3 und 4).

Zwischen der Wasseraufnahmefähigkeit und der Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels der einzelnen Arten lassen sich deutliche Zusammenhänge

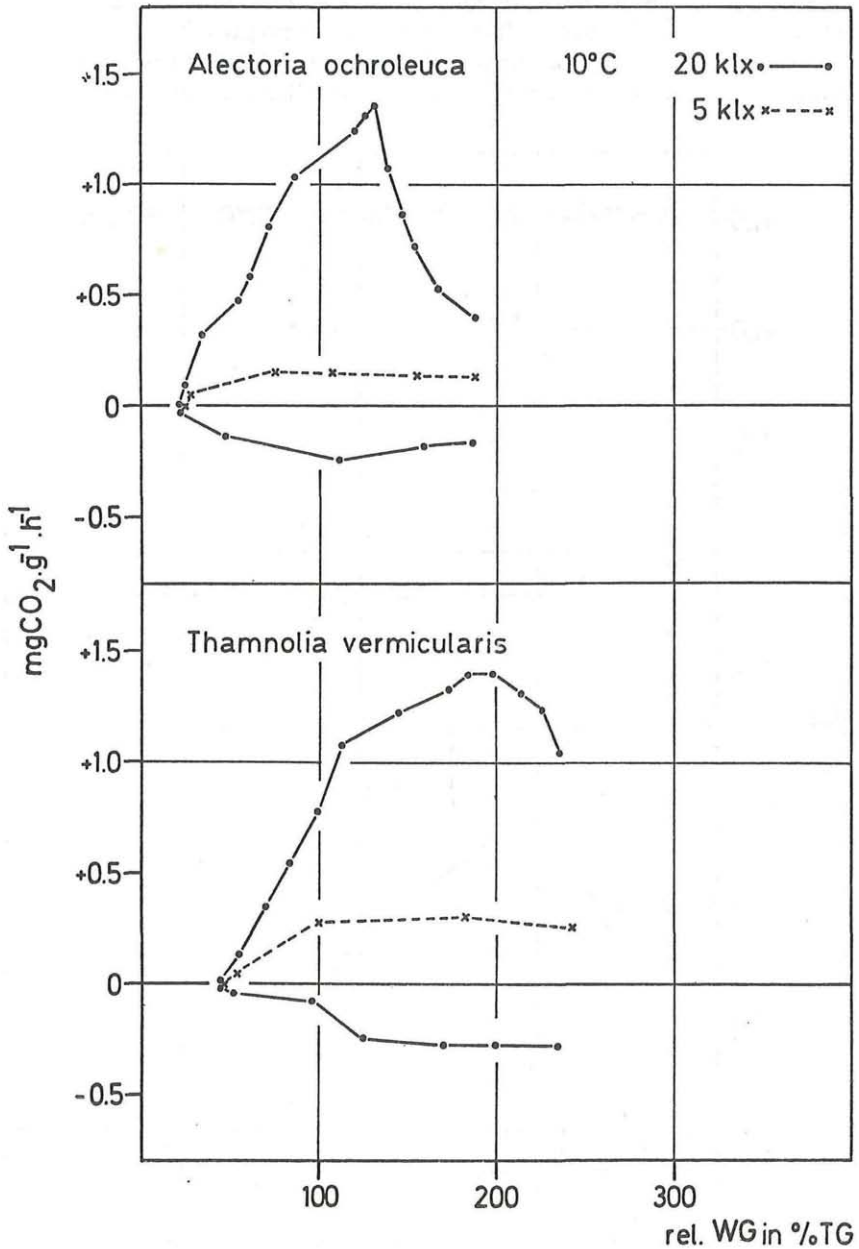


Abb. 1. *Alectoria ochroleuca* und *Thamnolia vermicularis*: Abhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels vom rel. Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) bei 10°C und 5 und 20 klx ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ und $260 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$)

erkennen. Diejenigen Arten, deren Wasseraufnahmevermögen gering ist, zeigen bei 20 klx Lichtintensität ein sehr ausgeprägtes Feuchteoptimum der Nettophotosynthese, während bei Arten mit hohem Wasseraufnahmevermögen die Nettophotosynthese über weite Bereiche nur eine geringe

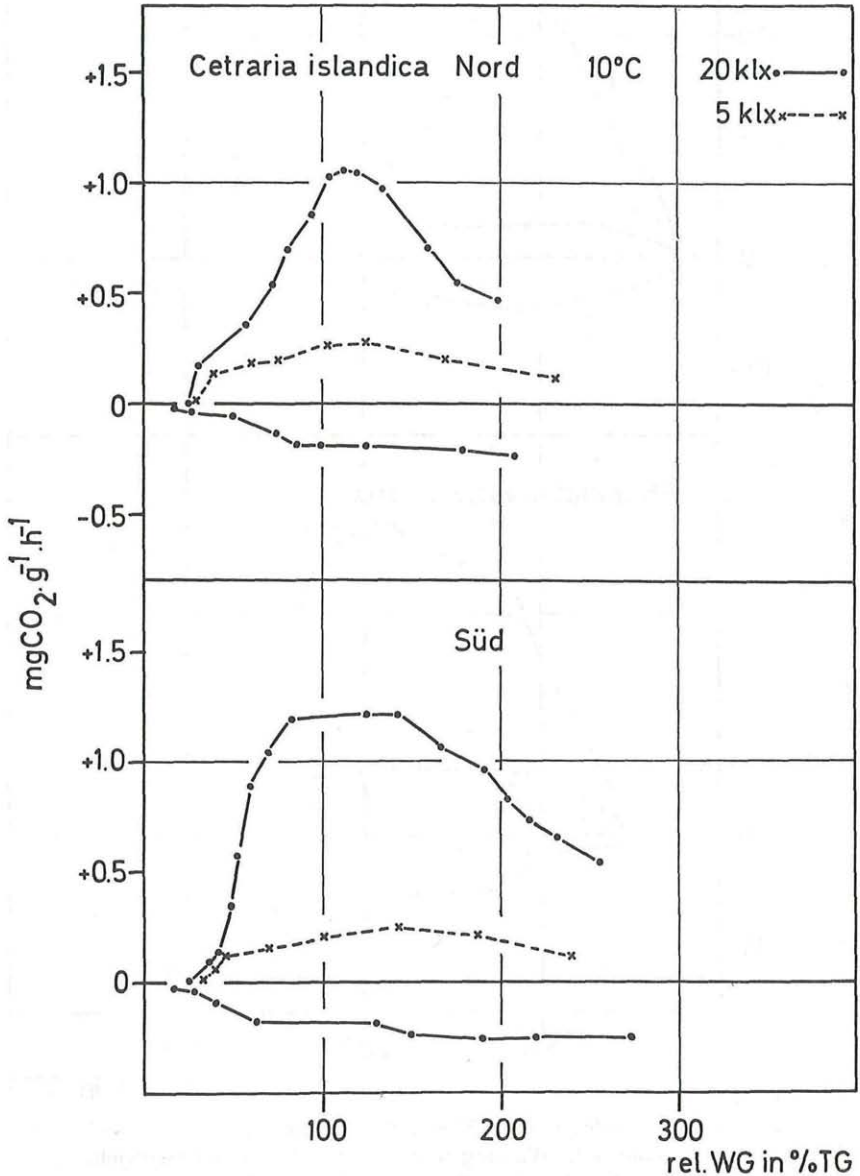


Abb. 2. Siehe Abb. 1; *Cetraria islandica* (Nord) und *C. islandica* (Süd)

Veränderung erfährt. So hemmt das oberflächlich anhaftende Wasser offensichtlich die photosynthetische CO_2 -Aufnahme von *Alectoria ochroleuca* (Abb. 1) in sehr starkem Maße, sodaß die Nettphotosyntheserate bei maximalem Wassergehalt (ca. 190% des Trockengewichtes) nur 30% der Nettphotosynthese bei optimalem Wassergehalt beträgt. Eine ähnliche große Einschränkung der Nettphotosyntheserate bei maximalem Wassergehalt zeigen die Proben von *Cetraria islandica* (Abb. 2), deutlich erkennbar, aber nicht so stark *Thamnolia vermicularis* (Abb. 1).

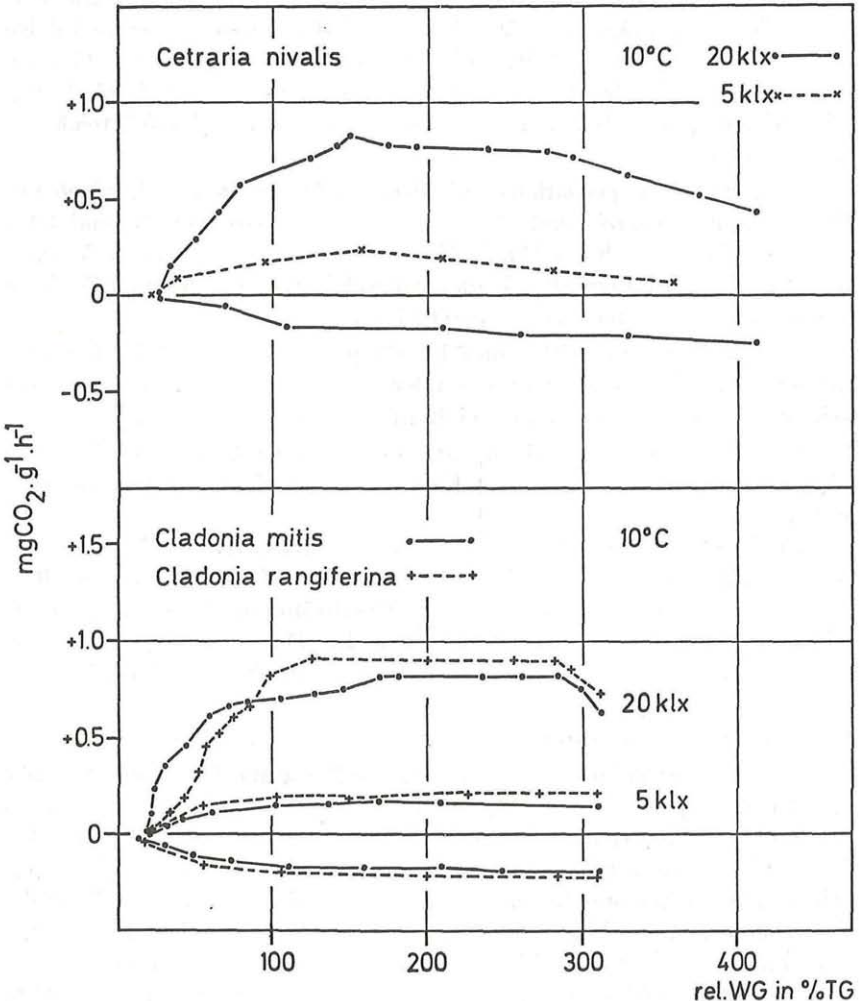


Abb. 3. Siehe Abb. 1; *Cetraria nivalis*, *Cladonia mitis* und *C. rangiferina*

Mit zunehmender Austrocknung der Flechtenthalli steigt die Netto-photosyntheserate steil an. *Alectoria ochroleuca* erreicht das Feuchteoptimum der CO_2 -Aufnahme bei 130%, *Cetraria islandica* Nord bei 110% und *Thamnolia vermicularis* bei 190% relativem Wassergehalt. Das Feuchteoptimum der Nettphotosynthese von *Cetraria islandica* Süd liegt in einem Bereich zwischen 85 bis 140% relativem Wassergehalt.

Zwar zeigen auch die Flechten *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum* (Abb. 4), *C. nivalis*, *Cladonia mitis* und *C. rangiferina* (Abb. 3) bei maximalem Wassergehalt eine Einschränkung der Nettphotosyntheserate, aber bei weitem nicht in dem Maße wie die oben genannten Flechten. Aus diesem Grunde liegt das Feuchteoptimum in einem weiteren Bereich und ist nicht so deutlich ausgeprägt. Ein Abfallen der Nettphotosyntheserate infolge des geringeren Wassergehaltes der Flechtenthalli erfolgt bei *Cetraria cucullata* ab 160%, bei *C. ericetorum* ab 130%, bei *C. nivalis* ab 150%, bei *Cladonia mitis* ab 160% und bei *Cladonia rangiferina* ab 125% relativem Wassergehalt.

Der Feuchtekompensationspunkt liegt mit Ausnahme von *A. ochroleuca*, *Thamnolia vermicularis* und *Cladonia rangiferina* zwischen 25 und 30% relativem Wassergehalt der Thalli. *Alectoria ochroleuca* erreicht den Feuchtekompensationspunkt bei 20%, *Thamnolia vermicularis* bei 38% und *Cladonia rangiferina* bei 19% relativem Wassergehalt.

Bei einer Lichtintensität von 5 klx ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) ist das Feuchteoptimum der Nettphotosynthese aller hier untersuchten Flechten bei weitem nicht so ausgeprägt wie bei 20 klx ($260 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$).

Der Feuchtekompensationspunkt der Nettphotosynthese liegt bei 5 klx ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) in den selben Bereichen wie bei 20 klx ($260 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$).

Die Dunkelatmung nimmt mit sinkendem Wassergehalt der Flechtenthalli kontinuierlich ab. Lediglich bei *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria cucullata* und *C. ericetorum* ist eine geringfügige Einschränkung der Dunkelatmung bei sehr hohem Wassergehalt festzustellen. Die Dunkelatmung kommt bei geringeren Wassergehalten zu erliegen als die Nettphotosynthese.

3.2. *Pseudevernia furfuracea*

Der CO_2 -Gaswechsel von Proben aus 800 Meter und 1800 Meter Seehöhe vom Untersberg ist in seiner Abhängigkeit von Temperatur und Wassergehalt der Flechtenthalli bei einer Beleuchtungsstärke von 20 und 5 klx in der Abb. 5 dargestellt. Die Proben aus 800 Meter Seehöhe weisen eine weitaus höhere Nettphotosyntheserate auf als die Proben vom Gipfel des Untersberges. Auch hinsichtlich der Temperaturabhängigkeit der CO_2 -Aufnahme sind die Unterschiede sehr groß. Während das Probenmaterial aus 800 Meter Seehöhe bis 15° C nur eine geringe Verminderung der CO_2 -Aufnahmerate erfährt, wird die Nettphotosyntheserate der Gipfelflechten

mit ansteigender Temperatur sehr stark eingeschränkt. Dieser starke Abfall der Nettophotosyntheserate ist nicht allein auf eine Erhöhung der Respiration zurückzuführen, sondern auch auf eine Verminderung der Assimilationsleistung der Flechtenalgen, wie die Bruttophotosynthesewerte bei optimalem Wassergehalt zeigen. Diese betragen bei 5° C 1,30 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹, bei 10° C 1,03 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹ und bei 15° C nur 0,88 mg CO₂·g⁻¹·h⁻¹.

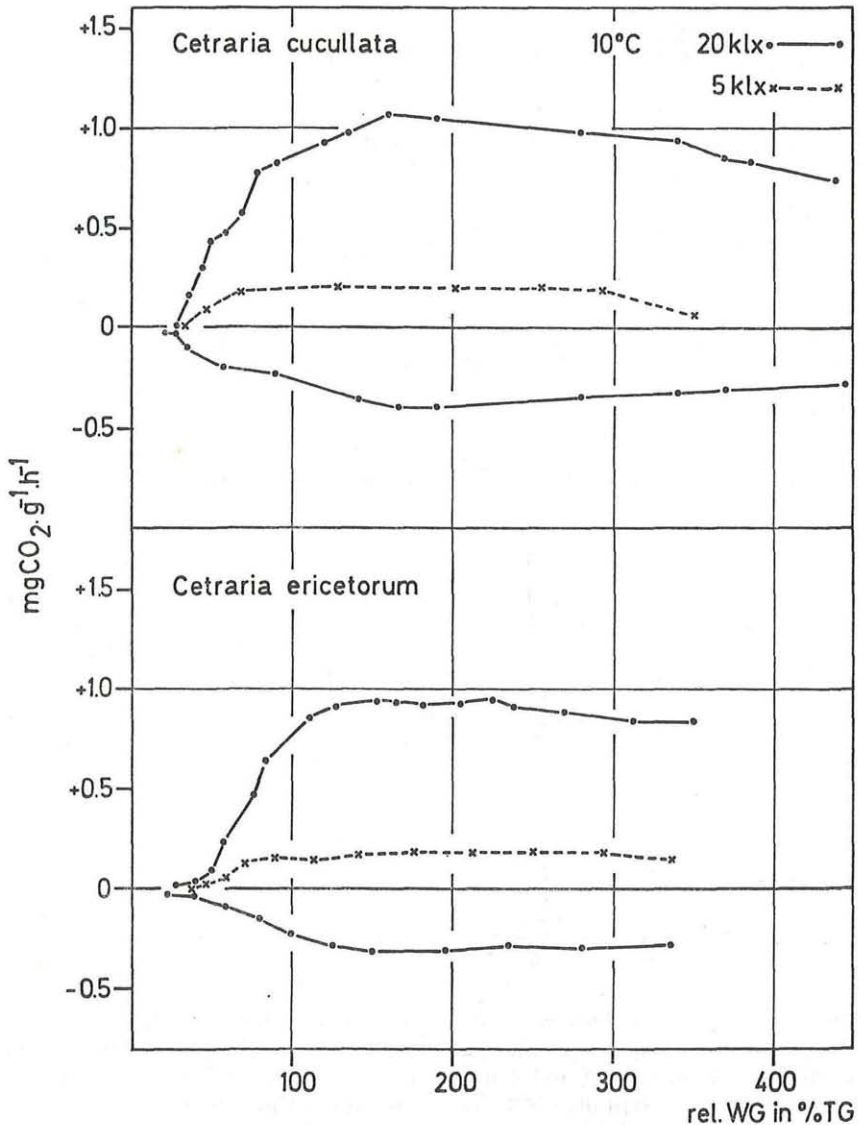


Abb. 4: Siehe Abb. 1; *Cetraria cucullata* und *C. ericetorum*

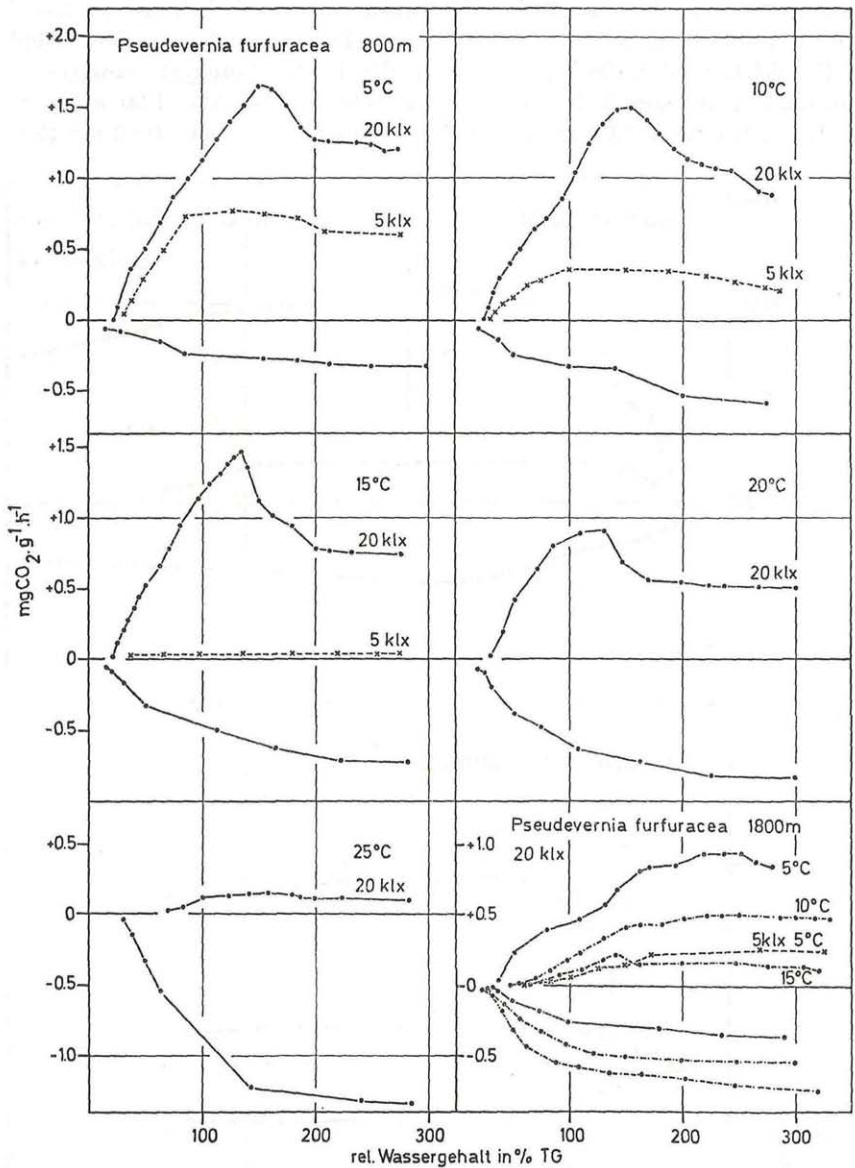


Abb. 5. *Pseudevernia furfuracea*: Abhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels vom rel. Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) und der Temperatur bei 5 und 20 klx ($68 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$ und $260 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$) von Proben aus 800 m und 1800 m über NN (rechts unten) am Untersberg

$g^{-1} \cdot h^{-1}$. Die Bruttphotosyntheseraten der Proben aus 800 Meter Seehöhe bleiben zwischen 5 bis 15° C bei optimalem Wassergehalt gleich, die CO_2 -Aufnahmefähigkeit wird erst oberhalb dieser Temperaturen eingeschränkt. Bei Beleuchtungsstärken von 5 klx und 5° C erreicht die Nettphotosyntheserate dieser Proben 47% derjenigen Raten, die bei 20 klx gemessen werden, die Proben aus 1800 Meter Seehöhe erreichen unter den gleichen Bedingungen

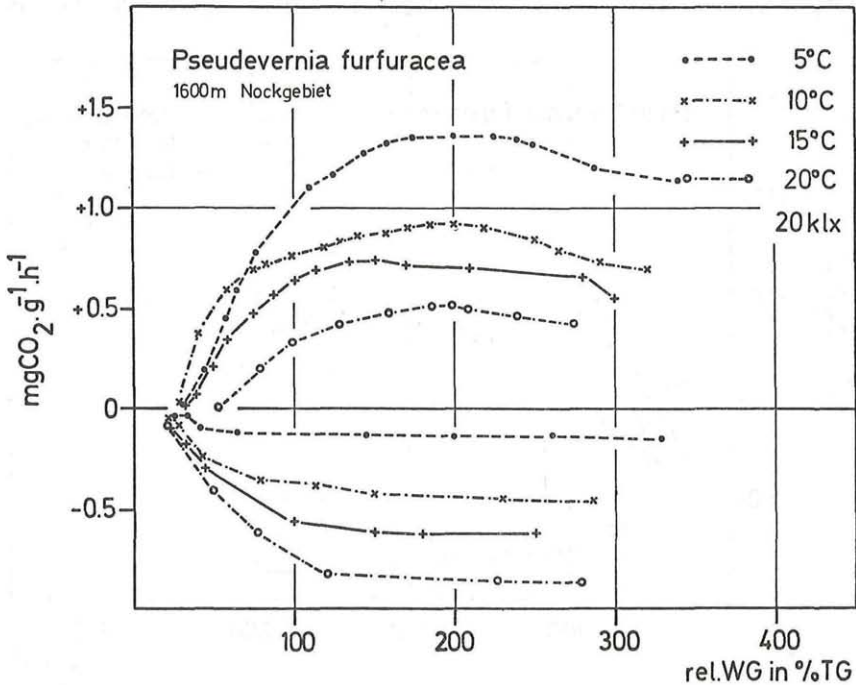


Abb. 6. *Pseudevernia furfuracea*: Abhängigkeit des CO_2 -Gaswechsels vom rel. Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) und Temperatur bei 20 klx ($260 \mu E \cdot m^{-2} \cdot sec^{-1}$) von Proben aus 1600 m über NN aus dem Nockgebiet

lediglich 27% der Nettphotosyntheseraten bei 20 klx. Zwischen 15 und 20° C wird der obere Temperaturkompensationspunkt unterschritten. Die Proben aus 800 Metern Seehöhe sind also an geringere Lichtintensitäten besser angepaßt.

Auch hinsichtlich der Abhängigkeit der Nettphotosynthese von dem Wassergehalt der Flechtenthalli sind die Unterschiede zwischen den Flechten aus verschiedener Höhenlage groß. Die Proben aus 800 Meter Seehöhe zeigen ein ausgeprägtes Feuchteoptimum der Nettphotosynthese bei etwa 150% relativem Wassergehalt, ab 15° C wird das Feuchteoptimum bei etwas geringeren relativen Wassergehalten erreicht. Der Feuchtekompen-

sationspunkt liegt bei 20% relativem Wassergehalt, bei Temperaturen über 20° C verschiebt sich der Feuchtekompensationspunkt in Richtung höherer Wassergehalte. Die Nettophotosynthese wird bei Wassergehalten oberhalb des Feuchteoptimums eingeschränkt.

Das Feuchteoptimum der Nettophotosynthese der Proben aus 1800 Meter Seehöhe liegt bei erheblich höheren Werten, und zwar zwischen 200 und 260% relativem Wassergehalt, der Feuchtekompensationspunkt bei 40% relativem Wassergehalt. Eine starke Durchtränkung der Thalli mit

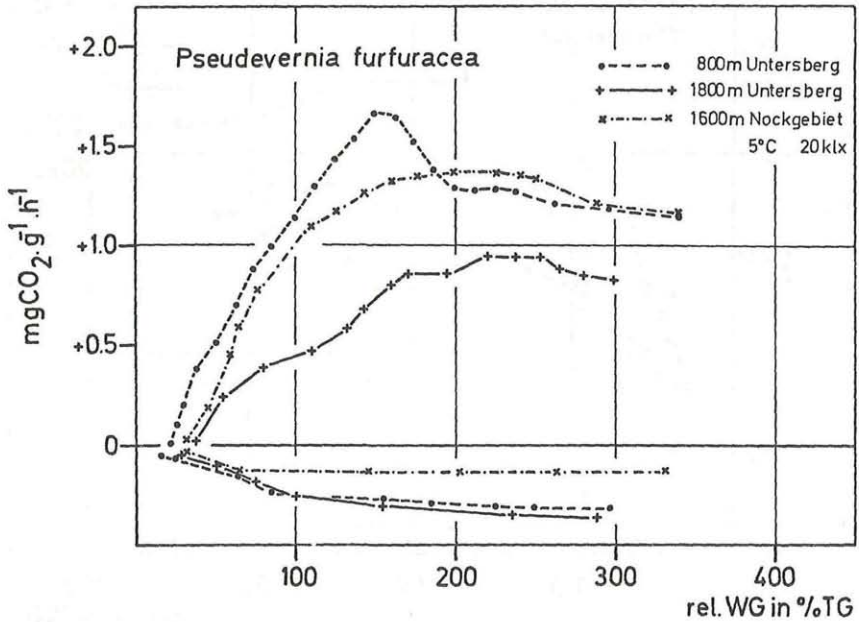


Abb. 7. *Pseudevernia furfuracea*: Vergleichende Darstellung der Abhängigkeit des CO₂-Gaswechsels vom rel. Wassergehalt (in % des Trockengewichtes) bei 5° C und 20 klx (260 μE·m⁻²·sec⁻¹) von Proben aus 800 und 1800 m über NN (Untersberg) und 1600 m über NN aus dem Nockgebiet

Wasser hat nur eine geringe Photosynthesereduktion zur Folge. Die Dunkelatmung beider Proben ist annähernd gleich.

Obwohl die Proben aus 1600 Meter Seehöhe des Nockgebietes in ihrer Wuchsform den Proben aus 800 Metern am Untersberg sehr ähnlich waren — lediglich die Thalli waren breiter und im Querschnitt etwas dicker — zeigen sie in Hinblick auf den Wassergehalt und Nettophotosynthese ein anderes Verhalten (Abb. 6). Der Bereich des Feuchteoptimums der Nettophotosynthese bei einer Beleuchtungsstärke von 20 klx liegt zwischen 170 und 250%, der Feuchtekompensationspunkt bei 30% (5 bis 15° C) bzw. 50% (20° C) relativem Wassergehalt. Bei ansteigendem Wassergehalt der

Thalli schränken sie die Nettophotosynthese nicht so stark ein wie die Proben vom Untersberg. Die Dunkelatemungsraten der Flechten aus dem Nockgebiet steigen mit Erhöhung bei Wassergehalten der Thalli nur bis zu einem gewissen Wert an und verlaufen dann gleichförmig bis zur Thallussättigung.

In Abb. 7 ist der CO_2 -Gaswechsel der Flechten vom Untersberg und vom Nockgebiet bei 5°C und 20 klx in Abhängigkeit vom Wassergehalt noch einmal vergleichend dargestellt. Demnach zeigen die Proben aus den höheren Lagen an, daß ihre photosynthetische Aktivität mehr an einen höheren Durchfeuchtungsgrad der Thalli angepaßt ist die Proben aus 800 Meter Seehöhe.

4. Diskussion

Wie die Untersuchungen von KERSHAW 1977a, b zeigen, ist das Feuchteoptimum der Nettophotosynthese von Blaualgenflechten keinen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. Es erscheint also die Annahme naheliegend, daß auch an diesen, vorwiegend im Sommer gesammelten Flechten keine jahreszeitlichen Unterschiede des Feuchteoptimums auftreten.

Bei den vorliegenden Untersuchungen über die Beziehung zwischen Wassergehalt und CO_2 -Gaswechsel der Flechtenthalli wurde der maximale Wassergehalt der Thalli mit dem an der Oberfläche anhaftenden Wasserfilm — das überschüssige Wasser wurde nach dem 10minütigen Eintauchen in aqua dest. lediglich abgeschüttelt und nicht durch Absaugen mit Filterpapier entfernt — bestimmt. Diese Werte spiegeln daher den Zustand der Thalli während eines Regens oder unmittelbar danach bzw. während der Schneeschmelze wider (vgl. auch KERSHAW 1977a). Im Falle von *Alectoria ochroleuca* bzw. *Cetraria nivalis* liegen sie in Bereichen, die auch LARSON & KERSHAW 1975a, b an Proben aus der Arktis fanden.

Der Verlauf des CO_2 -Gaswechsels in der Abhängigkeit vom Wassergehalt der Flechtenthalli wird neben dem art- und ökotypspezifischen Reaktionsmuster von der Lichtintensität und der Temperatur beeinflusst. Wie die Ergebnisse der Untersuchungen an den subalpinen Flechten und an *Pseudevernia furfuracea* zeigen, kann ein deutlich ausgeprägtes Quellungsoptimum der Nettophotosynthese bei höheren Lichtintensitäten (20 klx) unter annähernd optimalen Temperaturbedingungen auftreten; bei geringeren Lichtintensitäten ist das Quellungsoptimum in weitaus geringerem Maße ausgeprägt, ebenso bei höheren Temperaturen, die im Grenzbereich der apparenten Photosynthese liegen. Die Dunkelatemung wird bei niedrigen Temperaturen nur geringfügig vom Wassergehalt der Thalli beeinflusst, bei Temperaturen über 20°C steigt sie mit zunehmendem Wassergehalt steil an. Ähnliche Reaktionsmuster der Nettophotosynthese und der Dunkelatemung fanden auch LARSON & KERSHAW 1975a, b an *Alectoria ochroleuca* bzw. *Cetraria nivalis*.

Unter weitgehend optimalen Temperaturbedingungen und Lichtintensitäten, die im oder nahe dem Lichtsättigungsbereich der Nettophotosynthese liegen, lassen sich unter den subalpinen Flechten folgende photosynthetische Reaktionstypen in Hinblick auf den Wassergehalt der Thalli unterscheiden: 1. Flechten, die über eine relativ geringe Wasseraufnahme verfügen (Sättigung zwischen 190–250% rel. Wassergehalt), schränken die photosynthetische Aktivität bei hohem Sättigungsgrad der Thalli stark ein. Bei Austrocknung der Thalli tritt ein deutliches Quellungsoptimum der Nettophotosynthese auf. Zu diesem Reaktionstyp gehören *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica* und — mit Einschränkungen — *Thamnolia vermicularis*. Das Feuchteoptimum der Nettophotosynthese dieser Flechten liegt — mit Ausnahme von *Thamnolia vermicularis* — nahe bei jenen relativen Wassergehalten, die die Thalli nach Wasserdampfaufnahme aus einem wassergesättigten Luftraum (100% rel. Luftfeuchtigkeit) erreichen können, wie zusätzliche Untersuchungen zeigten (unveröffentlicht).

2. Flechten, deren Wasseraufnahmefähigkeit groß ist (300% rel. Wassergehalt und darüber), schränken die photosynthetische Aktivität bei hohem Sättigungsgrad der Thalli in weitaus geringerem Maße ein; die Nettophotosynthese bleibt bei Austrocknung der Flechtenthalli weitgehend unverändert oder zeigt einen sehr weiten, wenig ausgeprägten Optimalbereich. Zu diesem Reaktionstyp gehören *Cetraria cucullata*, *C. ericetorum*, *C. nivalis*, *Cladonia rangiferina* und *C. mitis*. Der Abfall der Nettophotosyntheseraten bei geringen rel. Wassergehalten der Flechtenthalli erfolgt allerdings in der gleichen Weise wie bei den Flechten der ersten Gruppe, auch die Feuchtekompensationspunkte unterscheiden sich kaum. Inwieweit diese Reaktionsmuster für die subalpinen Flechten von ökologischer Bedeutung sind, läßt sich nur abschätzen, da die Feuchtebedingungen dieser Flechten am Standort noch nicht untersucht wurden. Eine eindeutige Interpretation des Verhältnisses vom CO₂-Gaswechsel zum Wassergehalt der Flechtenthalli hinsichtlich der ökologischen Ansprüche und Anpassung der einzelnen Flechtenarten ist ohne Kenntnis des Quellungszustandes am Wuchsort nur bedingt möglich. Der CO₂-Gaswechsel der Flechten hängt auf Grund ihrer poikilohydran Natur weitgehend von den klimatischen Bedingungen des Standortes — wie Häufigkeit, Ergiebigkeit, Art und Dauer der Niederschläge, Temperatur und Einstrahlung — ab und vor allem ist es die Zeitdauer der photosynthetischen Aktivität, die durch den Quellungsgrad der Flechtenthalli begrenzt wird. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, daß eine ständige Durchfeuchtung der Flechtenthalli bei den meisten Arten zum raschen Absterben führt und der Wechsel von trockenen und feuchten Phasen für die Aufrechterhaltung des physiologischen Gleichgewichtes zwischen Phycobiont und Mycobiont unbedingt notwendig ist (HARRIS & KERSHAW 1971) und „große Stoffproduktion nicht gleichbedeutend mit optimalem Gedeihen“ angesehen wird (BERTSCH 1966).

Wesentliche Zusammenhänge existieren auch zwischen dem Thallus-

bau, dem Verlauf des CO_2 -Gaswechsels und dem Wassergehalt der Flechten. RIED 1960 stellte an Arten mit kompaktem Thallusbau und dicker Rindenschicht fest, daß die Nettophotosynthese bei Wassersättigung der Thalli stark gehemmt ist, während Arten mit locker gebautem Thallus und lückiger Berindung bei Wassersättigung nur eine geringe Hemmung der Photosyntheseleistung zeigen. Erstere weisen ein ausgeprägtes Feuchteoptimum der Nettophotosynthese auf, letztere nur ein schwach ausgeprägtes, das zumeist bei hohen Wassergehalten der Thalli liegt.

Im Falle von *Alectoria ochroleuca* und *Cetraria islandica* (Süd) kann das Reaktionsmuster des CO_2 -Gaswechsels auf den Wassergehalt als eine Anpassung an trockene Standorte angesehen werden. Beide Flechten wachsen in Form lockerer Polster oder von Einzelthalli auf dem Boden bzw. über den dichten Teppichen von *Loiseleuria procumbens* auf der einstrahlungs- und windexponierten Bergkuppe, wo die Thalli infolge der starken Temperaturüberhöhung im Bestand (vgl. CERNUSCA 1976) bei Sonneneinstrahlung rasch austrocknen können. Die kurze Zeitdauer, die diesen Flechten für eine apparente CO_2 -Aufnahme zur Verfügung steht, muß möglichst effektiv genutzt werden. Dies ist der Fall, wenn das Feuchteoptimum der Nettophotosynthese möglichst rasch erreicht wird und/oder eine hohe Photosyntheseleistung auch bei niedrigen Wassergehalten der Thalli aufrecht erhalten wird. HARRIS 1976 weist darauf hin, daß möglicherweise das wenige Wasser, das bei geringen Wassergehalten im Thallus vorhanden ist, vor allem von den Algenzellen absorbiert wird, sodaß ihr Wassergehalt höher ist als der Wassergehalt des Gesamtthallus.

Das Reaktionsmuster der Nettophotosynthese auf den Wassergehalt der Thalli sind bei den Proben von *Cetraria islandica*, die von der Nord- bzw. Südexposition stammen, im Verlauf ähnlich; dieses Reaktionsmuster ist sicherlich artspezifisch und hängt mit dem Thallusbau (vgl. RIED 1960) zusammen. Dennoch treten intraspezifische Unterschiede hinsichtlich der Lage des Feuchteoptimums und des Verlaufes der Nettophotosynthese bei stärkerer Austrocknung der Thalli klar hervor. Die Proben von der Südexposition erreichen z. B. bei 80% rel. Wassergehalt der Thalli maximale Nettophotosyntheseraten, während die Proben aus der Nordexposition unter dem selben Quellungszustand eine deutliche Abnahme der Nettophotosyntheseraten zeigen. HARRIS 1971, der intraspezifische Unterschiede der photosynthetischen Reaktionsmuster auf den Wassergehalt bei epiphytischen *Parmelia*-Arten fand, hebt hervor "that the ecological significance of net carbon assimilation response lies not so much in the position of the optimum water content and the effect of high saturation levels, but also in the fact that certain species of *Parmelia* appear to be able to exist in variety of physiological states which would appear to have distinct adaptive advantages". Er führt die Unterschiede in der Lage der Quellungs-optima der Nettophotosynthese auf die unterschiedliche Reaktion der Dunkelatmung auf den Wassergehalt der Thalli zurück. Derartige Unter-

schiede liegen bei den subalpinen Proben von *Cetraria islandica* nicht vor. Es muß allerdings erwähnt werden, daß HARRIS 1971 die Untersuchungen bei 20° C durchführte; bei dieser Temperatur ist die Reaktion der Dunkelatmung auf den Wassergehalt der Flechten weitaus ausgeprägter als bei 10° C in den vorliegenden Untersuchungen.

Thamnolia vermicularis zeigt ein photosynthetisches Reaktionsmuster, das auf eine Anpassung der Nettophotosynthese an höhere Wassergehalte der Thalli hindeutet, obwohl bei hohem Wassergehalt eine starke Abnahme der Nettophotosynthese erfolgt. *Thamnolia vermicularis* gilt als Charakterart der extrem windgefegten, xerofrigiden Windheidengesellschaften (Thamnetium *vermicularis*, vgl. KLEMENT 1955). Im Untersuchungsgebiet kommt diese Flechte an zum Teil länger schneebedeckten Stellen am Nordhang in optimalem Entwicklungszustand vor, während sie auf der windgefegten Bergkuppe nur in kümmerlichen Exemplaren aufzufinden ist. Wie die Lage des Feuchtekompensationspunktes erkennen läßt (38% rel. Wassergehalt) ist diese Flechte bei niedrigen Wassergehalten nur zu geringen Photosyntheseleistungen befähigt. In welcher Beziehung dieses photosynthetische Reaktionsmuster zu den ökologischen Ansprüchen von *Thamnolia vermicularis* steht, muß bei Untersuchungen im Freiland geklärt werden. Die geringe Einschränkung der Photosyntheseleistungen bei hohen rel. Wassergehalten von den übrigen subalpinen *Cetraria*-Arten und *Cladonia rangiferina* und *C. mitis* kann eher durch die Wuchsform und den Bau der Thalli erklärt werden als durch eine Standortanpassung. Diese Flechten besiedeln mit Ausnahme von *Cetraria nivalis* sowohl die feuchtere Nord- als auch die trockenere Südseite bzw. die Bergkuppe. Das Vorkommen von *Cetraria nivalis* ist auf den Nordabfall beschränkt. Bei feuchten Witterungsperioden, während derer die Thalli über einen längeren Zeitraum hin voll wassergesättigt sein können, sind die Lichtintensität und die Temperatur im allgemeinen gering. Bei niedrigen Lichtintensitäten und Temperaturen wird der Verlauf der Nettophotosynthese vom Wassergehalt der Thalli kaum beeinflusst.

Cetraria cucullata, *C. ericetorum*, *C. nivalis*, *Cladonia rangiferina* und *C. mitis* wachsen zumeist in dichten Polstern, zwischen denen sich das Wasser in flüssiger Form bzw. feuchte Luft längere Zeit halten kann als z. B. bei *Alectoria ochroleuca* und *Cetraria islandica*. Außerdem sind die Thalli von *Cetraria ericetorum* und *C. cucullata* am Rand stark eingebogen, sodaß die Thalli mit Ausnahme der Spitzenregion röhrenförmig gestaltet sind. Sicherlich spielen diese morphologischen Eigenschaften eine gewisse Rolle für den Wasserhaushalt von *Cetraria cucullata* und *C. ericetorum*, da in diesen Röhren ein beträchtlicher Anteil an flüssigem Wasser zurückgehalten werden kann. Dieses Wasser steht für die photosynthetisch aktivste Spitzenregion allerdings nur in beschränktem Maße zur Verfügung, da die longitudinale Wasserleitung im Thallus im allgemeinen sehr gering ist (BLUM 1973). BÜTTNER 1971 beobachtete, daß die Spitzenregionen der

Thalluslappen von *Cetraria islandica* schon völlig ausgetrocknet sein können, während die Mittel- und Basalteile noch wassergesättigt sind. Die Photosyntheseleistung der mittleren und basalen Abschnitte ist aber weitaus geringer als in der Spitzenregion, sodaß dieser günstige Feuchtezustand nur in geringem Maß für einen Stoffgewinn genutzt werden kann.

Die Variationsbreite der photosynthetischen Reaktionen von *Pseudevernia furfuracea* aus verschiedenen Höhenstufen auf Lichtintensität Temperatur und Wassergehalt der Thalli ist erstaunlich groß.

So bedingt z. B. eine Steigerung der Temperatur bei den Proben aus montanen Lagen (800 m über NN) eine weitaus geringere Einschränkung der Nettophotosynthese als bei den Proben aus hochmontanen (1600 m) und subalpinen Lagen (1800 m über NN). Im Falle der Proben aus dem subalpinen Bereich vom Untersberg ist sogar eine Abnahme der Photosyntheseleistung des Phycobionten mit zunehmender Temperatur festzustellen, wie der Abfall der Bruttophotosyntheseraten und die Lage des oberen Temperaturkompensationspunktes klar erkennen lassen. Es scheint sich hier aber nicht um eine Anpassung des Photosyntheseapparates an die tieferen Temperaturen, die in größerer Höhenlage herrschen, zu handeln, sondern eher um eine verstärkte Empfindlichkeit des Photosyntheseapparates auf höhere Temperaturen; denn das Optimum der Nettophotosynthese aller Proben liegt einheitlich bei 5° C.

Die Unterschiede in der Abhängigkeit der Nettophotosynthese von der Beleuchtungsstärke und dem Wassergehalt der Flechtenthalli zwischen den Proben aus montanen und subalpinen Höhenstufen sind — wie größtenteils bei den subalpinen Flechten — in der morphologischen Verschiedenheit der Flechtenthalli begründet. So sind das Rindenparenchym und die Marksicht der subalpinen Proben weitaus stärker entwickelt als jenes der montanen Proben. Hierfür sind sicherlich die mechanischen Beanspruchungen durch den Wind von großer Bedeutung. Die Verschiedenartigkeit des photosynthetischen Verhaltens in Bezug auf Temperatur, Lichtintensität und Wassergehalt der Thalli spiegelt die große ökologische Amplitude von *Pseudevernia furfuracea* wider, die ja zu den häufigsten epiphytischen Flechten in Mitteleuropa gehört.

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. Herrn Dr. W. RÜTZ, Teisendorf (BRD) danke ich für die Durchsicht der englischen Texte.

6. Literatur

- BERTSCH A. 1966. Über den CO₂-Gaswechsel einiger Flechten nach Wasserdampfaufnahme. — *Planta* 68: 157—166.
- BLUM O. B. 1973. Water Relations. In: AHMADJIAN V. & HALE M. E. (edts.). *The Lichens*. — Academic Press, New York and London, pp. 381—400.

- BÜTTNER R. 1971. Untersuchungen zur Ökologie und Physiologie des Gasstoffwechsels bei einigen Strauchflechten. — *Flora* 160: 72—99.
- CERNUSCA A. 1976. Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. — *Oecol. Plant.* 11: 71—102.
- HARRIS G. P. 1971. The ecology of corticolous lichens. II. The relationship between physiology and environment. — *J. Ecol.* 59: 441—452.
- 1976. Water content and productivity in lichens. In: LANGE O. L., KAPPEN L. & SCHULZE E.-D. (eds.), *Water and plant life*. — *Ecological Studies* 19: 452—468.
- & KERSHAW K. A. 1971. Thallus growth and the distribution of stored metabolites in the phycobionts of the lichens *Parmelia sulcata* and *P. physodes*. — *Can. J. Bot.* 49: 1367—1372.
- KERSHAW K. A. 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.
- KLEMENT O. 1955. Prodrömus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. — *Feddes Rep. Beih.* 135: 5—194.
- 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.
- RIED A. 1960. Thallusbau und Assimilationshaushalt von Laub- und Krustenflechten. — *Biol. Zentralbl.* 79: 129—151.
- 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 (2): 203—234.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1983

Band/Volume: [23_1](#)

Autor(en)/Author(s): Türk Roman

Artikel/Article: [Laboruntersuchungen über den CO₂-Gaswechsel von Flechten an den mittleren Ostalpen, II. 1-18](#)